



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.

FLORA
ODER
ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

94. B A N D. J A H R G A N G 1905.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL
Professor der Botanik in München.

Mit 3 Tafeln und 104 Textfiguren.

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1905.

A 3x3 grid of images. The central image is a solid black '3'. The eight surrounding images show a dot pattern that forms the shape of a '3'.

Inhaltsverzeichnis.

I. A b h a n d l u n g e n.

	Seite
Dr. CARL DETTO, Blütenbiologische Untersuchungen. I. Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der Ophrysblüte nebst Bemerkungen über die Mohrenblüte bei <i>Daucus carota</i>	287—329
— — Blütenbiologische Untersuchungen. II. Versuche über die Blütenorientierung und das Lernen der Honigbiene	424—463
Dr. HUGO FISCHER, Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und die blütenbildenden Substanzen	478—490
J. J. GERASSIMOW, Ätherkulturen von <i>Spirogyra</i>	79—88
K. GOEBEL, Laboratoriumsnotiz	205—206
Prof. Dr. GOROSCHANKIN, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. III. <i>Chlamydomonas coccofera</i> (Mihi)	420—423
HANS KNIEP, Über die Bedeutung des Milchsafte	129—205
OSKAR LOEW, Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe	124—128
— — Über die Giftwirkung von Fluornatrium auf Pflanzen	330—388
P. KONRAD LÖTSCHER, O. S. B., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage	213—262
CARL MEZ, Neue Untersuchungen üb. d. Erfrieren eisbeständiger Pflanzen	89—123
WILH. MÜLLER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Boragineen und Solaneen	385—419
LEOPOLD Ritter von PORTHEIM und Dr. MAX SAMEC, Über die Verbreitung der unentbehrlichen anorganischen Nährstoffe in den Keimlingen von <i>Phaseolus vulgaris</i> . I.	263—286
JOSEPH SCHWEIGER, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen	339—379
C. STEINBRINCK, Einführende Versuche zur Cohäsionsmechanik von Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der wasserabsorbierenden Haare von Bromeliaceen	464—477
A. TSCHIRCH, Über die Heterorhizie bei Dikotylen	69—78
G. TISCHLER, Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln	1—69
E. ULE, Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen	491—497
W. C. WORSDELL, Berichtigung	380—381

II. A b b i l d u n g e n.

A. Tafeln.

Tafel I und II zu Löttscher, Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage.
Tafel III zu Goroschankin, Chlamydomonaden.

B. Textfiguren.

Seite 8 ff. Fig. 1—31 zu Tischler, Statolithen.

Seite 70 ff. Fig. 1—16 zu Tschirch, Heterorhizie bei Dikotylen.

IV

Seite 149 und 171 2 Fig. zu Kniep, Milchsaff der Pflanzen.

Seite 206 1 Fig. zu Goebel, Laboratoriumsnotiz.

Seite 325 ff. Fig. 1—5 zu Detto, Blütenbiologische Untersuchungen.

Seite 341 ff. Fig. 1—83 zu Schweiger, Euphorbiaceen.

Seite 389 ff. Fig. 1—11 zu Müller, Boragineen und Solaneen.

Seite 464 ff. Fig. 1—5 zu Steinbrinck, Cohäsionsmeckanik von Pflanzenzellen etc.

III. Literatur.

	Seite
BATTANDIER et TRABUT, Flore analytique et synoptique de l'Algérie et de la Tunisie	210
A. BURGERSTEIN, Die Transpiration der Pflanzen	506
FR. CZAPEK, Biochemie der Pflanzen	382
Dr. ALFRED DENGLER, Untersuchungen über die natürlichen und künstlichen Verbreitungsgebiete einiger forstlich und pflanzengeographisch wichtigen Holzarten in Nord- und Mitteldeutschland	505
Dr. LEOPOLD DIPPEL, Diatomeen der Rhein- und Mainebene	507
EBERWEIN, RICH., und v. HAYEK AUG., Die Vegetationsverhältnisse von Schladming in Obersteiermark	208
ESSER, Dr. P., Das Pflanzenmaterial für den botanischen Unterricht	210
E. FISCHER, Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz	505
Dr. HERMANN FRIEDMANN, Die Konvergenz der Organismen	504
GOTTLIEB-TANNENHEIM v., PAUL, Studien über die Formen der Gattung Galanthus	208
GROSS, E., Der praktische Gemüsesamenbau	209
HAGER, H., Das Mikroskop und seine Anwendung	211
HALACSY, E., Conspectus Florae Graecae	384
G. KARSTEN und H. SCHENCK, Vegetationsbilder	507
G. LINDAU, Hilfsbuch für das Sammeln und Präparieren der niederen Kryptogamen	210
LLOYD, FRANCIS E., and MAURICE A. BIGELOW, The teaching of biology in the secondary school	210
H. MOLISCH, Leuchtende Pflanzen	209
WALTER MÜLLER, Abbildungen der in Deutschland und den angrenzenden Ländern vorkommenden Grundformen der Orchideenarten	506
OLTMANN, FRIEDR., Morphologie und Biologie der Algen	211
JOH. REINKE, Philosophie der Botanik	498
G. ROTH, Die europäischen Laubmoose	209
SCHNEIDER, CAMILLO KARL, Handbuch der Laubholzkunde	208
SCHROETER, C., Das Pflanzenleben der Alpen	207
STRASBURGER, EDUARD, Das kleine botanische Praktikum für Anfänger	207
H. MARSHALL WARD, Trees, A handbook of forest botany for the woodlands and the laboratory	506
Berichtigungen	212

Das 1. Heft (pag. 1—212) erschien am 5. Dezember 1904, das 2. Heft (pag. 213—384) am 15. Februar 1905, das 3. Heft (pag. 385—508) am 11. Mai 1905.

Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln.

Von G. Tischler.

Hierzu 31 Textabbildungen.

Bekanntlich wurde im Jahre 1900 ungefähr gleichzeitig von Némec (I) und Haberlandt (II) die Vermutung ausgesprochen, daß das Verhalten der Stärkekörner in gewissen Zellen der den Schwerkraftsreiz percipierenden Teile der höheren Pflanzen mit eben dieser Perception in Verbindung zu bringen sei derart, daß die Stärkekörner hier als Statolithen ähnlich wie die Otolithen bei vielen Tieren funktionieren sollten. Für die oberirdischen Stengel würde die „Stärke-scheide“¹⁾, für die Wurzel die „Columella“ der Haube ein derartiges „Sinnesorgan“ darstellen. In beiden sind nämlich die Stärkekörner nicht beliebig verteilt, wie meist im Grundgewebe sowie auch in den äußeren Schichten der Wurzelhaube²⁾, sondern sie nehmen stets den physikalisch unteren Teil der Zelle ein. Die Columella ist für gewöhnlich scharf von dem übrigen Haubengewebe abgegrenzt, seltener stellen, wie z. B. bei *Cucurbita Pepo* L.³⁾ und *C. Meloepo* L. oder in den Adventivwurzeln von *Brosimum microcarpum* Schott (= *Br. Ali-castrum* Sw.)³⁾ die Initialzellen für Wurzelkörper und Calyptra einen unregelmäßigen Zellkomplex am Vegetationspunkt dar. In diesem Falle gibt es Zellen mit solchen Stärkekörnern auch noch im eigentlichen Wurzelkörper, die Columella kann gewissermassen bis in das Plerom verlängert sein. Weiterhin hat *Equisetum arvense* L. (Némec IV pag. 115—116) Stärke nicht nur in der Haube, sondern auch hinter dem Vegetationspunkt im mittleren Periblem. Nur sehr selten (*Trianea bogotensis* Karst., *Selaginella Martensii* Spring.) fand sich in der Columella überhaupt keine Stärke; diese lag dann aber höher hinauf in den Zellen des Pleroms.

1) Siehe auch die jüngst erschienene Arbeit von H. Schröder (I).

2) Némec (IV), Haberlandt (IV) pag. 458/459 Anm.: „Die in der Haubenspitze und häufig auch in den äußeren seitlichen Schichten der Haube enthaltenen Stärkekörner bilden wahrscheinlich das Baumaterial für die sich schleimig verdickenden Zellwände der äußeren Haubenzellschichten; sie sind unbeweglich resp. unregelmäßig in der Zelle zerstreut oder um den Zellkern herum angehäuft.“

3) Ein Autorzitat bei Namen werde ich stets nur das erstemal bei Nennung einer Pflanze anführen. Wo die in der Literatur angewendeten Bezeichnungen nicht mit denen des „Kew Index“ übereinstimmen, werde ich auch letztere mit angeben.

Frage aufgeworfen, ob nicht auch dauernd stärkefreie Objekte ihre geotropische Sensibilität dabei modifizieren würden. Andererseits sprechen einige weitere Beobachtungen doch wieder sehr zugunsten unserer Theorie, so namentlich die von Némec (IV pag. 130), daß in den älteren Hauptwurzeln von *Oryza sativa* L., denen die Stärkekörner fehlten, eine geotropische Krümmung ausblieb, während die mit Stärke versehenen nahezu gleich gebauten Nebenwurzeln noch gut reagierten. Und Haberlandt (IV pag. 479) sah, daß von zwei *Capsella*-Stengeln, die im Januar aus dem Freien ins Laboratorium gebracht wurden, der eine nach fünfstündiger Rotation am Klinostaten deutlich sich geotropisch krümmte — und dieser besaß auch in der Stärkescheide bewegliche Stärkekörner —, der zweite dagegen gerade blieb — und hier fehlte auch die Stärke!

Ebenso hatte Némec gefunden (V pag. 340), daß Zwiebeln von *Allium Cepa* L., die man mehrere Jahre lang aufbewahrt hatte, in den auswachsenden Wurzeln zunächst noch eine stärkefreie Haube zeigten. In dieser Zeit reagierten sie auch noch nicht geotropisch. Erst nach einigen Tagen war letzteres der Fall und nun wurde auch Stärke entdeckt.

Für sehr wertvoll halte ich sodann die Resultate der Haberlandt'schen Schüttelversuche (IV pag. 489—500). Die Stärkekörner werden hier gewaltsam in die sensibeln Plasmahäute hineingetrieben und dadurch wird ein größerer Reiz und eine schnellere und stärkere geotropische Reaktion hervorgerufen. Interessant ist, daß nach Fr. Darwin (I pag. 362) die heliotropische Krümmungsfähigkeit kaum durch Schütteln verändert wird. Wurden die Wurzeln horizontal gelegt, so krümmten sich die geschüttelten erheblich stärker als die ungeschüttelten nur infolge eines geotropischen Reizes. Die Summen der Winkel, die die Wurzeln nach einer bestimmten Zeit mit der Horizontalen machten, verhielten sich dabei wie 144 : 100. Bei heliotropischer Reizung war das Verhältnis dagegen nur wie 105 : 100.

Auffallend ist sodann noch, daß auch Pflanzen, die für gewöhnlich nicht Stärke als Reservestoff führen, doch solche in der Stärkescheide aufwiesen, wenn die Sprosse geotropisch reagierten (H. Schröder I pag. 273). Erwähnt mögen hier werden *Cuscuta* und andere Parasiten, Staubfäden von *Crinum ornatum* (= *Cr. zeylanicum* L.), Perigon von *Iris*; und Némec (VI pag. 58) hat jüngst bei *Clivia nobilis* Lindl., deren Blüten nach Wiesner (IV) geotropisch sind, bereits Stärke in der Scheide nachgewiesen, während sie der verwandten nicht geotropischen *Clivia miniata* Regel fehlt.

aus dem sie eigentlich in die „Ruhelage“ zurückstreben müßten. Schon Jost (II pag. 177) hat das Unwahrscheinliche hiervon hervorgehoben, und vor kurzem hat nun auch Němec (VI pag. 55) zugegeben, daß seine Plasmaansammlungen nicht überall, z. B. in den untersuchten Farnwurzeln, auftreten. Er hat infolgedessen den Gedanken fallen gelassen, daß sie mit der motorischen Reaktion zusammenhängen müßten.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß nach Němec (IV pag. 112 ff.) die Zellkerne in den den Schwerkraftsreiz percipierenden Zellen gleichfalls Wanderungen ausführen; doch verhalten sie sich verschieden, teils passiv, teils aber aktiv.¹⁾ In letzterem Falle müssen wir von einer negativen Geotaxis sprechen. Die Perception wird durch sie wohl nicht irgendwie beeinflusst, höchstens könnte sie von Nutzen sein, weil dadurch der Kern verhindert wird, den Stärkekörnern bei dem Druck auf die sensible Plasmaschicht „im Wege zu sein“.

Bei den ganzen bisherigen Erwägungen haben wir auf eines nicht besonders aufmerksam gemacht, daß es nämlich zurzeit als unmöglich erscheinen muß, einen ganz exakten Beweis von dem Zusammenhang zwischen den beweglichen Stärkekörnern und der geotropischen Reizperception zu bringen. Der Grund ist sehr einfach: Wir vermögen wohl die geotropische Reaktion, nicht aber die Perception mit unserem Auge wahrzunehmen, und beide brauchen durchaus nicht immer in gleicher Weise ausgebildet zu sein! Wenn freilich sich aus den Versuchen Czapeks (II pag. 208 ff.) ergeben sollte, daß die geotropische Perceptionsfähigkeit infolge gewisser chemischer Veränderungen direkt angesehen werden kann, so wäre damit wohl die Möglichkeit nahegebracht, die Statolithentheorie exakt zu erweisen oder zu — widerlegen. Wohl mit Recht sind aber gegen Czapeks Ansichten schwerwiegende Gründe geltend gemacht worden (Jost II pag. 177, Noll III, Němec IV pag. 147, VI pag. 52),

1) Vergl. namentlich die Tabelle auf pag. 114. Als besonders merkwürdig werden noch die Keimwurzeln von *Lotus corniculatus* L. hervorgehoben, bei denen im oberen Teile der axilen Haubenzellen der Kern in der physikalisch oberen Hälfte der Zelle lagert, sich also wie ein spezifisch leichteres Körperchen in einer Flüssigkeit verhält. Im unteren Teile der Haube dagegen, wo wahrscheinlich das spez. Gewicht des Kernes schwerer wird, fand er sich konstant in der unteren Hälfte. Bei *Equisetum arvense*, das nur in besonderen Haubenzellen einen Statolithenapparat besitzt, sah Němec den Kern in sich teilenden Zellen das Centrum einnehmen, während er später im physikalisch unteren Teile liegt. Ebenso sind die Stärkekörner vor der definitiven Bildung der Tochterzellen diffus verteilt.

erwiesen sich dafür als gute Beispiele. Und in den Würzelchen dritter Ordnung, die wohl wirklich meist gar keinen Geotropismus mehr besitzen, waren auch entweder überhaupt keine Stärkekörner (*Fagopyrum esculentum* Mnch.) oder solche nur regellos in den äußersten Schichten (*Ricinus communis*, *Cannabis sativa* L.); seltener wie bei *Myosotis palustris* Rth. und *Oxalis Acetosella* L. folgten sie noch bei Lageveränderung dem Zugo der Schwerkraft. Hier dürfte man dann auch noch eine geringe Sensibilität für den Schwerkraftsreiz sich denken können.

Es wundert mich, daß bis jetzt noch nicht die Nebenwurzeln auf ihren Statolithenapparat kurz nach ihrem Hervorbrechen aus der Hauptwurzel untersucht worden sind. Während letztere bekanntlich ja schon fast sofort nach Sprengung der Samenschale geotropisch reagiert und nach Němec (IV pag. 132) die neuentstandenen Stärkekörner, die noch im Samen meist fehlen, in den Dienst der Perception gestellt werden, sehen wir die Nebenwurzeln erster Ordnung häufig eine mehr oder minder lange Strecke geradeaus, autotrop, wachsen. Sehr schön kann man dies ja jederzeit bei *Vicia Faba* L. beobachten, wo der geotropische „Eigenwinkel“ sich nicht unmittelbar nach Hervortreten bemerkbar macht (siehe z. B. Pfeffer I pag. 597). In allen noch horizontalen jungen Nebenwurzeln sah ich nun den Statolithenapparat noch unvollendet; zwar hatten sich die Stärkekörner schon zum großen Teile in die physikalisch untere Hälfte der Zelle begeben, aber sehr häufig berührten erst ganz wenige die Hautschicht; fast immer waren einige noch allseitig um den Kern gelagert und einzelne waren ganz im anderen Ende zurückgeblieben. Die anfangs gebildete Stärke ist aber noch ziemlich unregelmäßig durch die ganze Zelle verteilt. Lange dauert dieses Verhalten natürlich nicht, bald ist der Statolithenapparat fertig und die geotropische Krümmung tritt ein. Besonders achtete ich noch auf die an der Stammbasis entspringenden Wurzeln, die nach Sachs (II) den am stärksten von der Vertikalen abweichenden Eigenwinkel aufweisen. Ich hatte gedacht, in ihnen vielleicht zuweilen gar keine Stärke anzutreffen; doch fand ich solche ausnahmslos vor; in den älteren auch überall als Statolithenapparat. Allerdings sind wohl die Stärkekörner manchmal noch kurz nach ihrer Bildung spezifisch leichter als später (man vergleiche, was oben über das Verhalten des Kerns gesagt war). Tondera (I) hat dieselbe Erscheinung bereits an Cucurbitaceeninternodien studiert. Wenn dieser Autor aber meint, daß dies gegen die Theorie spreche, weil doch gerade in jungen Organen

bildet, daß sie die genügende Schwere besitzt, um in den physikalisch unteren Teil der Zelle zu fallen. Es ist schwer anzunehmen, daß beides nicht im Zusammenhang stehen solle!

Ein Mikrotompräparat belehrte mich außerdem noch, daß in diesem Falle auf 25 einander folgenden Schnitten von $7,5\mu$ Dicke die Zellen der Columella mit Statolithen versehen waren, also auch schon in ziemlich weit von der Mediane entfernten Partien.

Dagegen waren in unseren zuerst besprochenen normal auswachsenden Nebenwurzeln schon in den Schnitten, die nur wenig von der Mitte abwichen, die Unregelmäßigkeiten in der Lagerung stark ausgeprägt.

Von großer Wichtigkeit für unsere Frage mußte aber eine Untersuchung aller jener Wurzeln sein, die nicht als „sekundäre“, „tertiäre“ usw., sondern als „primäre“ im Sinne von Sachs (III pag. 3) dem geotropischen Reiz gegenüber unempfindlich sind. Dieser Forscher hat ja hier die Bezeichnung „primär“ nicht nur für die ursprüngliche Keimwurzel, sondern auch für alle übrigen Wurzeln erster Ordnung gebraucht, die an „beliebigen Stellen von kräftigen Laubsprossen, was zumal an Rhizomen, Stolonen, Knollen, selbst Blattstielen ganz gewöhnlich vorkommt“, entspringen. Dabei wollen wir vorläufig noch alle die, welche besonderen biologischen Verhältnissen angepasst sind, wie z. B. die Luft- oder Haftwurzeln, nicht in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen, sondern nur die primären Erdwurzeln, die geotropisch und die nichtgeotropisch reagieren, miteinander vergleichen. Sehr erstaunlich ist es nun, daß man im allgemeinen gar nicht einmal weiß¹⁾, daß ageotropische primäre Adventivwurzeln ziemlich verbreitet sind; gelegentliche Literaturangaben sind fast immer ohne die gebührende Berücksichtigung geblieben und erst ganz selten, wie z. B. von Sachs (III pag. 3), Johann Erikson (I pag. 27) und Goebel (IV pag. 477—478) ist die Vermutung ausgesprochen, daß diese Erscheinung allgemeiner zutreffen könnte.²⁾

1) So erwähnt Noll (II pag. 194) in seiner Zusammenfassung der ganzen Frage nur, daß Wurzeln mit Ausnahme der Seitenwurzeln höherer Ordnung geotropisch sind; sonst findet sich nichts weiter außer einer Bemerkung auf pag. 245, daß an untergetauchten Wasserpflanzen, wobei vornehmlich an Algen gedacht wird, sich häufig kein Geotropismus nachweisen lasse. Das würde sich ja in diesem Falle auch auf die Wurzeln oder die diese ersetzenden Organe beziehen.

2) Sachs (II) zeigte insbesondere auch, daß unter geeigneten Versuchsbedingungen ageotropische Wurzeln auch über die Erdoberfläche wachsen können.

Schon bei normaler Lage (siehe Fig. 2) findet man mitunter gewisse Wurzeln, die zunächst horizontal autotrop gewachsen waren und dann plötzlich unter einem „Eigenwinkel“ nach unten abbiegen. Es dürfte somit hier das nämliche vorliegen wie bei den vorhin behandelten Nebenwurzeln.

Mit Sicherheit dürfen wir wohl sagen: Anfangs sind alle Wurzeln nicht geotropisch, später die von der physikalisch unteren Hälfte bestimmt positiv geotropisch, die anderen wachsen wahrscheinlich mit den verschiedensten „Eigenwinkeln“. Ja dieser kann so sehr von der



Fig. 4. *Leontice Leontopetalum*. a Stärkekörner noch unregelmäßig in den Columellazellen, b Dougl. vergrößert.

Richtung zum Erdmittelpunkt abweichen, daß die betreffende Wurzel „negativ-geotropisch“ wird. Wodurch diese eigentümliche „Regulierung“ bedingt wird, vermag man zunächst noch nicht einzusehen. Doch ist sie keineswegs sichergestellt; denn es wäre vielleicht auch hier

der Firma Haage & Schmidt mir bei einem Aufenthalte in Erfurt so liebenswürdig war zu geben. Auch so wird man sich, wie ich gleich bemerken möchte, über mangelnden Ärger bei dieser Pflanze nicht zu beklagen haben. Man setzt die Knollen entweder im Herbste ins Kalthaus oder im Frühjahr ins Freie in Töpfe von 16–17 cm Durchmesser, tue zu unterst eine Sandschicht und gebe darauf sandige Lauberde, in die die Knolle zu liegen kommt und zwar so, daß sie etwa 2 cm von Erde bedeckt ist. Namentlich der Sand ist wichtig, um das Wasser aufzunehmen und das Verfaulen zu hindern, das sehr leicht eintritt. Überhaupt muß man die Knolle eingedenk ihres Standortes recht trocken halten; auch ein Abspülen der Erde von der Knolle beim Begießen sollte stets vermieden werden. Weiterhin ist die Pflanze sehr kälteempfindlich, so daß man immer lieber im Kalthaus als im Freien mit ihr operieren wird, da sie hier im Frühjahr durch kalte Nächte sehr geschädigt werden kann.

an die von Kerner (I pag. 86 ff.) angenommene Hyponastie, aus ererbter Organisation heraus, zu denken. Gerade für Knollengewächse gibt ja auch er dieselbe an und macht auf die biologische Bedeutung aufmerksam. Doch vermochte ich nie zu sehen, daß eine Seite stärker wächst als die andere.

Wie verhalten sich nun die anatomischen Daten in der Wurzelhaube von *Leontice*?

Ich kann vor allem betonen, daß allen ganz jungen Calyptren die Stärke noch völlig fehlt. Die Zellen sind noch ziemlich arm an Inhaltsstoffen, die Kerne liegen in der Mitte der Zelle. Mit Jod behandelte Schnitte hätten mir unbedingt wenn auch kleine Stärkekörnchen zeigen müssen, besonders da ich außer frischem Material auch in Flemming¹⁾ fixiertes untersuchte.

Fig. 5. *Leontice Leontopetalum*. Stärkekörner im Begriff, sich in den physikalisch unteren Teil der Zelle zu begeben.

Fig. 6. *Leontice Leontopetalum*. a Stärkekörner im untersten Teil der Zelle, da die Wurzel horizontal gewachsen war, auf eine Seitenwand gefallen. b Desgl. vergrößert.

In etwas älteren Wurzeln treten dann kleine Amylumkörnchen auf, wohl nicht immer zu gleicher Zeit — denn ich sah mitunter auch noch grössere Wurzeln ganz frei von Stärke. Fig. 4 a und b zeigt uns,¹⁾ wie die Anordnung zunächst noch eine ganz unregelmässige in der Zelle ist, meist liegen die Körner um den Kern geballt. Dann

1) Ich verdünnte die Flemming'sche Lösung mit dem gleichen Volumen Wasser, um nach Möglichkeit Schrumpfen zu vermeiden.

2) Ein für allemal möchte ich bemerken, daß auf den Abbildungen die Wurzelspitze nach unten, also wie bei positiv-geotropischen Wurzeln orientiert ist, gleichviel nach welcher Richtung sie in der Natur ging.

hatte ich aber, und das scheint mir von ganz besonderem Interesse zu sein, in manchen Wurzeln Bilder, wo in einigen Zellen eine Wanderung zu dem physikalisch unteren Teil beginnt. Fig. 5 soll uns dies versinnbildlichen. Von den drei Zellen hat die eine noch viele Stärkekörner in der Mitte, während ein Teil schon an die physikalisch untere Plasmahaut anstößt (die Wurzel war ziemlich horizontal gewachsen); in den Nachbarzellen war der Prozess dann schon weiter fortgeschritten. Aus derselben Wurzelhaube stammt nämlich auch das Bild in Fig. 6 ab, wo wir richtige Statolithen im Sinne unserer Theorie annehmen können, da alle Stärke in den untersten Teil gefallen ist.

Das letzterwähnte Verhalten zeigte sich mir ausnahmslos in den ältesten Wurzeln, die ich auf die Haube hin untersuchen konnte; denn bei ganz alten war letztere stets abgestorben.

Man ist nun sehr leicht versucht, diese anatomischen Befunde in Beziehung zu den physiologischen zu bringen, weil wir dann ja hier eine sehr schöne Stütze für unsere Theorie hätten. Bei den nach aufwärts wachsenden Wurzeln vermögen wir ja vielleicht nur zu sagen — doch halte ich diese Vorsicht für übertrieben —, daß eine event. vorhandene Hyponastie die positiv geotropische Reaktion nicht zur Geltung kommen läßt. Wie dem auch sei, die Hauptsache wäre immer die, daß überhaupt eine geotropische Reaktion da ist, wenn sie sich auch nicht im extremsten Falle als „negativ“ erweisen sollte. Letzteres scheint mir aber immer noch als das Wahrscheinlichste.

Um mit Czapeks Angaben mich auseinander zu setzen, habe ich sowohl die älteren geotropischen als auch die jüngeren noch nicht geotropischen in ammoniakalischer Silberlösung gekocht. Nach mehreren Minuten trat eine Dunkelfärbung ein, und überall waren die Spitzen mehr gefärbt als die höher hinaufliegenden Teile. Ein Unterschied in den Wurzeln konnte von mir hierbei nicht konstatiert werden, ja einmal erschien eine „ageotropische“ dunkler als eine „geotropische“. Zerdrückte ich die weichgekochten Wurzeln dann unter dem Deckglase, sah ich, daß stets bestimmte dunkler gefärbte Zellenzüge unter heller gefärbten hervortraten. Offenbar würde dies Resultat nicht zu unserer Theorie passen, aber da wir neuerdings wissen, daß auch andere Reize als der geotropische diese chemischen Umsetzungen veranlassen, kann das Ganze weder für noch gegen unsere Vorstellungen entscheiden.

Eine Plasmaansammlung im Némec'schen Sinne konnte ich nie entdecken.

Gelegenheit hatte, daß an ihren natürlichen Standorten im Freien (der Boden war ziemlich lehmig) von einer primären geotropisch reagierenden Adventivwurzel der Rhizome mitunter so dicht an der Basis eine Sekundärwurzel entsproß, daß ich sie auf den ersten Blick auch für „primär“ hielt. Ich sah sie zwei Male gerade senkrecht nach oben gehen, und es war wirklich wohl für die Pflanze nur „zufällig“, daß es keine Primärwurzel war.

Gerade die Rhizome zeigen die Erscheinung von ageotropischen Wurzeln ziemlich häufig. Johan Erikson (I pag. 27) fand solche, die wie feine Faserwurzeln aussahen, bei *Paris quadrifolius* L., *Cladium Mariscus* R. Br., *Carex tomentosa* L. und *C. disticha* Huds., sowie bei einigen später zu besprechenden Sandpflanzen. Desgleichen bemerkte Freidenfeldt (I) das Nämliche, wie aus seinen Abbildungen hervorgeht — im Text erwähnt er es nicht — bei *Anemone nemorosa* L. (Fig. 4) und *Urtica dioica* L. (Fig. 19). Außerdem ging auch bei *Datisca* (Fig. 2) ein Seitenzweig einer Pfahlwurzel direkt aufwärts.

Auch im übrigen kann ich noch einige mehr gelegentliche Literaturangaben aufführen, die beweisen, daß solche ageotropische „primäre“ Wurzeln verbreiteter sind als man gemeinhin denkt; so ist es häufig bei einigen Kakteen. Schumann (I) gibt es für *Rhipsalis Saglionis* Otto, *Cereus Maynardii* (Aut?) und *Cereus triangularis* Mill. an, die in sehr feste Erde gepflanzt waren. Und eine ältere Notiz von Clos (I pag. 176—177) besagt, daß die Adventivwurzeln von *Cereus spinulosus* DC. stets in einer Richtung senkrecht auf die Achse des Organes wachsen und diese nach Umlegen des Stengels auch beibehalten wird. Bei horizontalen Sprossen wachsen daher gewisse Wurzeln senkrecht nach oben. Von Interesse ist, daß es sich dabei hier um solche handelt, die oft eine Länge von 10—12 cm haben; allerdings bleiben auch einige kurz.

Arloing (I pag. 33) schliesslich sah ähnliches bei *Rhipsalis crispata* Pfeiff. und *Epiphyllum truncatum* Haw.

Ebenso beweisen mir einige Angaben von Kny (I), Vöchting. (I pag. 24) und eigene Versuche, daß ageotropische Wurzeln bei horizontal oder schräg gelegten Stecklingen von *Salix* und *Populus* existieren. Nach Vöchting sind ja bei diesen Pflanzen in der Rinde der Zweige auf beiden Seiten der Achselsprosse in geringer, doch wechselnder Entfernung Wurzelanlagen stets vorhanden, die dann beim Einsetzen in Erde austreiben. Kny hatte mit *Salix daphnoides* Vill., Vöchting vornehmlich mit *S. viminalis* L., ich mit *S. arbuscula* L., Kny und ich außerdem mit *Populus balsamifera* L. operiert.

ganz unregelmäßig nach allen Seiten gewachsen. Von den vier Wurzeln gelang es mir bei zweien gute Haubenpräparate zu erhalten. Jegliche Stärke fehlte! Also auch hier findet sich das nämliche, wie wir es zuweilen oben bei *Salix* sahen.

Nun bleibt nur eine Gruppe von Pflanzen noch zu besprechen übrig, für die man noch aufwärts wachsende Wurzeln nachgewiesen hat: das sind gewisse Sandpflanzen. Johan Erikson (I pag. 26 ff.) beschrieb es als erster bei *Carex arenaria* L. Schon Buchenau und Warming hatten entdeckt, daß diese Pflanze zwei Arten von Wurzeln habe, aber noch nicht auf das geotropische Verhalten der beiden aufmerksam gemacht. Die einen sind „kraftiga, tjocka, o grenade eller föga förgrenade rötter, hvilka tränga till ett betydligt djup ner i jorden“ („Fäströtter“ oder Warmings „Sikkerhedsrødder“), die anderen „fina vanligen rikt förgrenade bildningar“ („sugrötter“), welche „växa ut vinkelrätt från rizomet i alla riktningar vertikalt nedåt eller uppåt, rakt åt sidorna, snedt uppåt eller nedåt“. Eine Photographie von ihnen findet sich bei Freidenfeldt (I Taf. XVI Fig. 5).

Ähnlich, wenn auch nicht so ausgeprägt, fand Erikson die Sachlage bei *Carex hirta* L. und *Juncus balticus* Willd., nach gepressten Exemplaren zu urteilen auch bei *Carex obtusata* Lilj. Überall glaubt der Autor einen negativen Geotropismus annehmen zu sollen.

Diese Funde von Johan Erikson dürfen uns nun aber nicht zu der Annahme verleiten, daß gerade die Sandpflanzen vornehmlich solche Wurzeln hätten. Wir haben ja schon bei einer Reihe anderer das nämliche gesehen und weiterhin ist bei den meisten Pflanzen, die auf reinem Sande gewachsen waren, durchaus nicht die Erscheinung ageotropischer Wurzeln vorhanden. Ich habe solche sowohl am Meeresstrande (bei Nynäshamn in Schweden) als auch im Binnenlande (bei Saarbrücken und namentlich bei Friedrichsfeld in der Nähe von Heidelberg) daraufhin untersucht. Unter anderen waren es: *Jurinea cyanoides* Rehb., *Gnaphalium dioicum* L.,

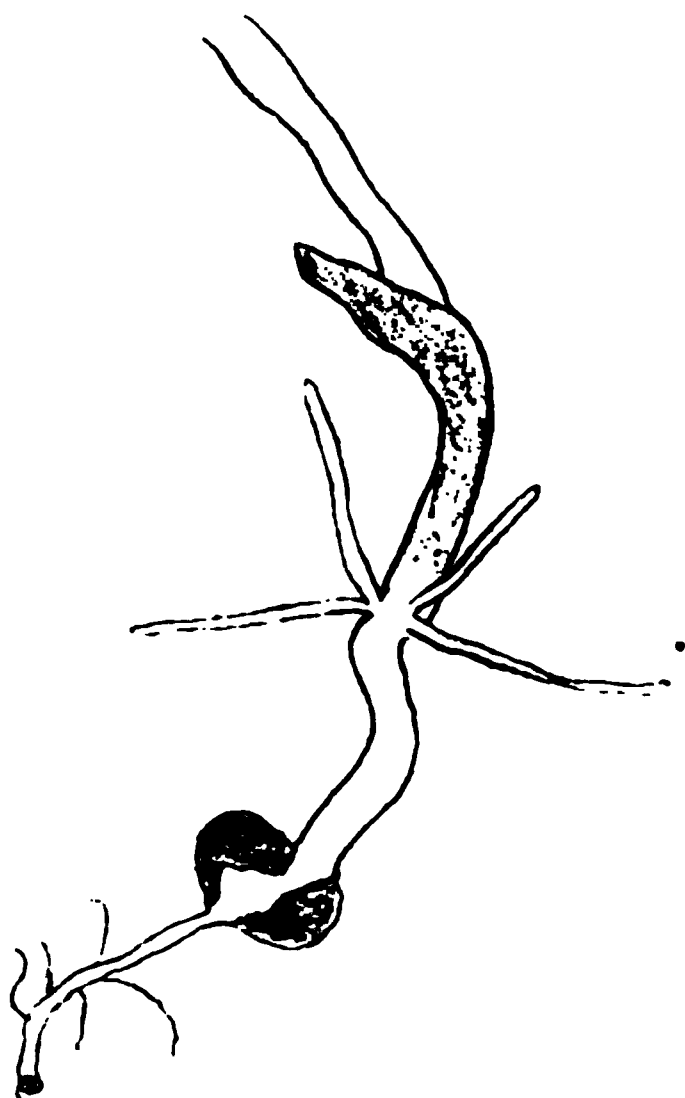


Fig. 11. *Zea Mays*. „Stützwurzeln“ ausnahmsweise nicht nach unten gerichtet.

körner; doch waren diese meist noch unregelmäßig um den Kern gelagert, wie wir dies nun schon so oft fanden. In den älteren 3—4 cm langen Wurzeln waren dann die Stärkekörner in der Columella entweder alle in die physikalisch untere Hälfte gefallen, oder doch wenigstens zum größten Teile; während sie in den äußersten Haubenschichten unregelmäßig geblieben waren.

Aus diesem Verhalten darf wohl gefolgert werden, daß bei den untersuchten *Poa* und *Festuca* zuweilen sich zunächst noch Autotropismus geltend macht, später dagegen der positive Geotropismus den ersteren Reiz überwindet. Die anfangs scheinbar „ageotropischen“ Wurzeln dürfen also nicht in dieselbe Kategorie gerechnet werden wie die von *Arum* oder *Leontice*.

Da also auch diese beiden Gramineen aus der Reihe der „Sandpflanzen“ mit „negativ geotropischen“ Wurzeln ausscheiden, bleiben bestenfalls nur die von Johan Erikson aufgedeckten. Und wir können schon daraus sehen, daß die uns interessierende Erscheinung im Sandboden nicht häufiger vorkommt als anderswo auch. Erikson führt noch ein Zitat aus Volkens (I) an, daß nämlich bei den Wüstenpflanzen *Diploaxis nana* Boiss. und *Euphorbia cornuta* Pers. besondere oberirdisch verlaufende Wurzeln existieren, die geeignet sind, auch geringe Taumengen zu verwerten. Ich will ja nicht bestreiten, daß diese von ihnen ausgenutzt werden, aber solche horizontal oder auch schräg aufwärts gehende Wurzeln am Wurzelhalse haben wir bekanntlich recht häufig, ich erinnere nur an die schon erwähnte *Vicia Faba*.

Es ist mir leider nicht gelungen, Material von *Carex arenaria* zu bekommen, die bei uns in Süddeutschland nicht vorkommt. Nach der Beschreibung und vor allem der Angabe der reichen Verästelung der oberen Wurzeln erscheint es mir sicher, daß es sich hier auch nicht um negativen Geotropismus wie event. bei *Leontice* handelt, sondern vielmehr um gar keine geotropische Reaktionsfähigkeit wie bei vielen anderen.¹⁾

Wir haben jetzt eine Reihe von Wurzeln kennen gelernt, die für unsere Frage von Interesse waren. Stellen wir die Resultate übersichtlich zusammen, so können wir etwa sagen:

a) Wurzeln dauernd ageotropisch:

I. Typus *Arum*: Wurzeln aufwärtsgehend; Stärkekörner in der Haube fehlend.

II. Typus *Salix* (als Ausnahme auch bei *Zea*): Wurzeln aufwärtsgehend oder schräg verlaufend; Stärkekörner in der Haube fehlend oder wenige unregelmäßig verteilt.

1) S. Zusatz bei der Korrektur auf pag. 68.

„Das vermoderte Holz zweier am 29. Juni 1880 auf dem Höfchen Schwarzenbäck bei Reval durch einen Wirbelsturm in einer Höhe von 8—9 Fufs über dem Boden abgebrochener, etwa 80—100jähriger Birkenstämme (*Betula alba* L.) zeigte sich von einem frischen Wurzelgeflecht nach allen Richtungen durchsetzt. Eine nähere Untersuchung ergab, dafs (bei dem einen Exemplar) von der inneren Wand des hohlen Stammes und zwar von einer äusserlich kaum wahrnehmbaren Überwallungsstelle aus in der Höhe von etwa vier Fufs über dem Boden eine Wurzel von Armesdicke entsprang, die in der Höhlung des Stammes senkrecht herabwachsend sich mehrfach verästelte; an einem der Hauptäste entsprang etwa einen Fufs über dem Erdboden eine ungefähr fingerdicke Nebenwurzel, die 4—5 Fufs senkrecht hinaufgewachsen war. Ferner wurde eine fingerdicke Wurzel gefunden, welche in geringer Entfernung von der erstgenannten dicken Wurzel aus der Überwallungsfläche entsprang und senkrecht nach oben, vier Fufs lang, gewachsen war. Es verdient hervorgehoben zu werden, dafs der Untergrund der Wiese, auf welchem die Birken standen, aus reinem Sande besteht; hierin haben wir wohl die Ursache dieser Erscheinung von Selbstparasitismus oder Autophagie zu suchen wie der Eigentümlichkeit, dafs ein Teil der Wurzeln, der normalen Richtung der Wurzeln entgegen, senkrecht nach oben gewachsen war; wenigstens gilt das von der letzterwähnten fingerdicken Wurzel; denn da diese sich nur an der Überwallungsstelle bilden konnte, über letztere hinaus aber der Stamm noch 4—5 Fufs hohl und mit Moder erfüllt war, so konnte letzterer nur durch eine zenitwärts wachsende Wurzel ausgenutzt werden.“

Was diese letztere Ausnützungstheorie anlangt, so kann ich mich nur damit einverstanden erklären. Ob aber der sandige Untergrund von so grosser Bedeutung war, erscheint mir fraglich. Denn wir haben ja bei *Salix*, *Tilia*, *Taxus* u. a. allenthalben die Erscheinung, dafs sich in hohlen Stämmen zum Zwecke des „Selbstparasitismus“ Adventivwurzeln bilden, gleichgiltig wie der Boden ist, auf dem die Bäume stehen.

Der Fall von *Betula* könnte uns nun leicht zu Pflanzen herüberleiten, die bestimmte Organe für eine solche Selbstausnützung geschaffen haben, wie so viele Epiphyten, von denen ich hier nur auf die Kannen von *Dischidia Rafflesiana* Wall. hinweisen will. Die Adventivwurzeln wachsen hier ja auch in beliebiger Richtung hinein (Treib I pag. 31).

Aber man braucht nicht so extreme Beispiele zu wählen, die wir besser bei Besprechung der Epiphytenwurzeln berühren. Auch ganz „gewöhnliche“ terrestrische Pflanzen zeigen zuweilen einen Selbstparasitismus.

Dafs adventive Wurzeln bei einer Anzahl Pflanzen im Stengel verlaufen, kommt nach den Beobachtungen von Jørgensen (I) häufiger vor. Namentlich die Bromeliaceen bieten dafür gute Beispiele. Die Wurzeln sind hier sicher nicht geotropisch empfindlich, denn „alle

selbst studierte genauer die in der Rheinebene bei Schwetzingen, Walldorf etc. in sandigen Kiefernwäldern häufige *Pirola chlorantha* Swartz. Von den langen, ziemlich oberflächlich kriechenden, glänzend weißen Ausläufern gehen spärliche Wurzeln ab, die nach verschiedenen Richtungen orientiert sind, nur sah ich trotz des sandigen Bodens keine direkt nach aufwärts gewachsenen. Einige Würzelchen waren ziemlich straff, mit der Spitze nach abwärts gerichtet, andere mehr geschlängelt und unregelmäßig gekrümmt. In ihrem Habitus erinnerte das Wurzelsystem etwas an das vorher besprochene vom „Typus *Epimedium*“. Die Haube war ganz mit feinkörniger Stärke erfüllt, Statolithen fehlten in allen Wurzeln, auch in den abwärts gehenden.

Wie *Pirola* konnte ich auch die gleichfalls zu den Pirolaceen gehörende *Chimophila umbellata* Nutt. von der nämlichen Lokalität untersuchen. Die Würzelchen sind hier noch bedeutend feiner als bei voriger; Statolithen fehlten überall vollkommen.

Schon Némec (IV pag. 119) hat gewisse Umwandlungen der Wurzeln studiert, die dadurch ihren eigentlichen Wurzelcharakter ganz verloren haben, so die Bakterienknöllchen der Leguminosen und die von Reinke 1873 zum ersten Male genauer beschriebenen eigenartigen Auswüchse der Cycadeenwurzeln (zusammenfassende Darstel-



Fig. 13. *Aesculus Hippocastanum*.
Haubenlose Kurzwurzel; in der Mitte nur ein
Gefäßbündelstrang angedeutet.

Fig. 14. *Aesculus Hippocastanum*. Kurzwurzel mit Ansatz
zu einer nachträglichen Hauben-
bildung.

lung siehe bei Goebel IV pag. 483, eine neuere genaue anatomische Beschreibung bei H. W. Pearson I pag. 480—482), die Némec an *Ceratozamia robusta* Miqu. (= *C. mexicana* Brongn.) und *C. fuscata* (Aut?) untersuchte. In beiden Fällen sah er keine Statolithen, während

angefüllt war, keimen und sah natürlich schon in wenigen Tagen, daß die meisten der austretenden Wurzeln nicht mehr nach dem Erdmittelpunkt, sondern nach der feuchten Fläche sich wandten. Daneben beobachtete ich ganz dasselbe, wie jüngst noch Noll (IV pag. 375), daß viele unerklärliche individuelle Abweichungen da waren und manche Würzelchen sich nicht durch den Hydrotropismus merklich beeinflussen ließen.

Die Stärkekörner in der Columella der Haube waren in jedem Falle völlig normal gelagert und als schwere Körper passiv auch in der neuen Stellung in den physikalisch unteren Teil der Zelle gefallen. Dies stimmte gut mit unseren Kenntnissen über die Nichtbeeinflussung der geotropischen Perception durch Hydrotropismus überein.

Hydrotropische Einflüsse spielen wahrscheinlich im Boden eine sehr große Rolle, wenn auch physiologisch exakte Untersuchungen, wohl bedingt durch die Schwierigkeit einer Versuchsanstellung, noch nicht zu existieren scheinen. Ein Beispiel, wie wichtig z. B. auch für den praktischen Züchter die Kenntnis davon sein kann, in welchem Umfange gewisse Wurzeln hydrotropisch ablenkbar sind, finde ich bei F. M. Guillon (I pag. 589—591). Nach diesem Autor verlaufen nämlich bei der Weinrebe je nach

Spezies, Varietät oder Rasse die Wurzeln in verschiedener Richtung schräge im Boden. So gibt es einige, die immer vertikal wachsen und von der oberflächlichen Feuchtigkeit nicht abgelenkt werden; der Winkel, den sie mit der Vertikalen machen, ist z. B. nur etwa 20° . Andere dagegen haben solche von $75\text{--}80^\circ$, sie verlaufen also sehr flach. Die praktische Nutzanwendung würde in unserem Falle, was das Pflanzen in verschiedenen Böden anlangt, auf der Hand liegen.

Als zweites Beispiel wollen wir den Einfluß der traumatotropen Krümmungen auf den Statolithenapparat untersuchen, ein Thema, das namentlich von Némec (II) schon behandelt ist. Die Einwirkung der Verwundungen auf die geotropische Reaktion ist in der letzten Zeit gleichfalls von einer Reihe von Forschern studiert worden; ich will hier nur die schöne Arbeit von Miehle (I) nennen, in dem sich auch die weitere Literatur findet.

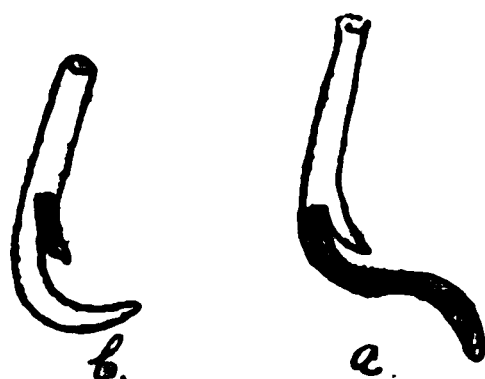


Fig. 15. *Vicia Faba*. Wurzelspitze so angeschnitten, daß die Columella unverletzt blieb. In *a* der Lappen mit, in *b* der ohne Columella besser gewachsen. Ersterer nach 48 Stunden mit geotropischer Reaktion, letzterer ohne dieselbe.

irgendwelchen Wundreiz?) nach aufwärts gegangen waren. In *b* und *c* dagegen hatte ich die Wurzel in der Mitte der Colamella gespalten und eine Hälfte entfernt; es wurden so energische traumatische Krümmungen dadurch hervorgerufen, daß noch nach 3—4 Tagen die Spitzen der Wurzeln nach oben orientiert waren.

Wird auch in den von uns behandelten Fällen nach Némec die geotropische Empfindlichkeit nicht herabgesetzt oder nicht verändert, so kennen wir doch gewisse schon oben angeführte Verwundungen, durch die in benachbarten Organen, z. B. in Seitenwurzeln oder -Trieben, eine „Umstimmung“ hervorgerufen wird. Auf pag. 8 haben wir die Bedeutung solcher Fälle für die Statolithentheorie schon behandelt. Hier wäre noch zu erwähnen, daß nach Noll (IV pag. 417)

Fig. 18. *Vicia Faba*. Photographien von traumatotropisch gereizten Wurzeln; bei *a* war dies durch Abfaulen der Hauptwurzel, bei *b* und *c* durch Spaltung der Wurzelspitze zustande gekommen.

auch schon bloße Krümmungen der Hauptwurzeln etwas ähnliches hervorrufen. Ob der Autor freilich mit der Annahme einer besonders wirkenden „Exotropie“ im Rechte ist, die auch für längere Dauer die geotropische Reaktion hemmen (oder vielleicht auch die geotropische Sensibilität umstimmen kann?), darüber gehen die Meinungen zurzeit noch stark auseinander (Noll IV, Czapek II u. a.).

Über die Beeinflussung von geotropischer Reaktion und Perception bei invers gestellten Wurzeln hat Némec wieder einige Angaben gemacht. Er fand, daß die Wurzeln von der vertikalen in eine plagiotrope Stellung übergehen und wollte anfangs nur eine Umstimmung in der Sensibilität annehmen (III); später (VI pag. 49) meinte er, daß daneben noch der Autotropismus gegen eine scharfe Herabkrümmung der äußersten Wurzelspitze arbeitet. Ich habe dieses vielleicht dankbare Thema nicht weiter verfolgt, weil Némec eine größere Publikation darüber vorbereitet.

selben negativen Geotropismus wie Karstens Versuchspflanzen besitzen. Wenn Wieler (I) die Atmungsfunktion dieser nach aufwärts gehenden Wurzeln (speziell bei Palmen) leugnet, so beachtet er einmal nicht, daß von Karsten für *Bruguiera eriopetala* Wight die Atmungsfunktion wohl unzweifelhaft nachgewiesen ist (I pag. 41—46), ja er zitiert diesen Autor nicht einmal, und auch sein sonstiger Haupteinwand erscheint mir nicht glücklich. Es fiel ihm nämlich auf, daß gewisse analoge Gebilde bei Palmen stets einen vertrockneten Eindruck machen (Wieler I pag. 514). Wenn er dagegen meint, daß das Auftreten genannter Wurzeln, wie wir sie namentlich bei gewissen im Wasser kultivierten Landpflanzen sehen, auf einen „Reiz“ vom Wasser zurückzuführen sei, ähnlich wie bei *Populus*zweigen, die in Wasser gestellt werden, die bekannten hyperhydrischen Gewebe entstehen, so halte auch ich letzteren Gedanken für glücklich. Ich glaube nun aber, daß nichts die Wurzeln, die durch einen bestimmten Reiz entstanden sind, zu hindern braucht, sekundär in den Dienst der Atmung zu treten, wo dies das Medium zuläßt, in dem sie wachsen (Mangrove). Wo aber die Feuchtigkeit zur dauernden Erhaltung nicht ausreicht (vertrocknete Palmenwurzeln in Gewächshäusern), ist eine Atmung natürlich nicht möglich, während sie in der natürlichen Heimat der Pflanzen (an Wasserläufen, feuchten Niederungen u. dgl.) in Kraft treten könnte.



Fig. 17. *Phoenix canariensis*. Über die Erdoberfläche gewachsene „Pneumatode“.

Ganz für meine Ansicht sprechen die Beobachtungen von Karsten (I pag. 58): „Sehr häufig finden sich auch der Anlage nach gleichartige Organe für andere Funktionen ausgebildet“ und „es ist die Fähigkeit der leichten Wurzelbildung von diesen Pflanzen in verschiedener Weise nutzbar gemacht.“¹⁾

Ich hatte Gelegenheit, bei *Phoenix canariensis* Hort. die genannten Bildungen zu studieren.²⁾ Ein in einem großen Kübel kultiviertes Exemplar hatte in der von Jost zuerst beschriebenen Weise eine Menge aus dem Boden heraustretender weißer bis bräunlichgelber, aufrecht wachsender Wurzeln, während zwei Exemplare in kleineren

1) So wird bei einigen Palmen, wie *Iriarte* und *Acanthorrhiza*, die Wurzel nach Abwerfen der Haube zu einem Dorne umgewandelt (siehe auch Friedrich I). Eine ähnliche Metamorphose findet sich bekanntlich bei der Ameisenpflanze *Myrmecodia*. Diese Dornen sind dann natürlich nicht mehr geotropisch reizbar.

2) Die gleichen Wurzeln fand ich auch bei einer *Phoenix tenuis* Versch. var. *glauca*, doch waren sie hier alle vertrocknet oder dem Vertrocknen nahe.

aus der Erde herausgewachsen, doch hatten sie alle die Spitze nach abwärts gebogen. In der Columella waren typische Statolithen, während die Stärke in den seitlich gelegenen Teilen der Haube unregelmäßig lag.

Hatten wir bislang nur das Verhalten von Erdwurzeln behandelt, und waren wir nur zum Schluss des vorigen Abschnittes auch zu solchen übergegangen, die teilweise „Luftwurzeln“ geworden sind, so wollen wir uns jetzt zu den Wasserwurzeln wenden.

Dafs sehr viele sowohl von den festgewurzelten als auch von den aus Blattachsen entspringenden adventiven Wurzeln, die nicht bis zum Boden gelangen, genau so geotropisch reagieren wie die Erdwurzeln, wissen wir. So führt ja Němec (IV) gerade als besonders schönes Beispiel für seine Theorie die Wurzeln von *Nasturtium amphibium* R. Br. (= *Roripa amphibia* Bess.) an.

Veronica Anagallis L. entwickelt bekanntlich in grosser Menge Adventivwurzeln, die alle für gewöhnlich unter bestimmtem „Eigenwinkel“ nach abwärts gehen. Ich sah in einem Falle eine Wurzel eine ziemlich weite Strecke horizontal gewachsen, und eine anatomische Untersuchung zeigte mir in der Haube die Stärkekörner noch durchaus unregelmäßig, während bei den übrigen positiv geotropisch reagierenden gleichlangen schon deutliche Statolithen waren. Auch hier, wie bei den Nebenwurzeln von *Vicia*, den jungen Adventivwurzeln von *Poa*, *Festuca* etc. kann es somit eine längere Zeit dauern bis geotropische Reaktion und wohl auch genügende Perception erfolgt.

Weiterhin waren mir einige Exemplare von *Cicuta virosa* L. von Interesse, die in ganz flachem Wasser im hiesigen botanischen Garten kultiviert wurden. Sie hatten lange, horizontalgehende Adventivwurzeln bis zu einer Länge von 11 cm getrieben. Auch hier war der Statolithenapparat noch nicht vollständig. Dies war dagegen der Fall, wenn die Wurzelspitzen endlich positiv geotropisch in den Boden eindringen.

Von viel gröfserer Bedeutung mufsten für uns aber gewisse Wurzeln sein, die bei manchen mono- und dicotylen Wassergewächsen an der Sprofsbasis oder an bestimmten Knoten entspringen und frei im Wasser schwimmen. Goebel (IV pag. 478) meint in seiner Organographie, dafs sie z. B. bei *Pistia*, *Pontederia*, *Hydrocharis* nicht mehr geotropisch seien. Es wäre übrigens daran zu erinnern, dafs bei manchen Wasserpflanzen die Wurzelbildung ganz unterdrückt ist,

und zwar bei *Salvinia*, *Wolffia*, *Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Aldrovandia* und einigen *Podostemaceen*.

Ich untersuchte zunächst *Eichhornia crassipes* Solms (= *E. speciosa* Kunth) und zwar eine noch recht junge Wurzel.¹⁾ Nur in der Columella waren einige Stärkekörner und zwar wie Fig. 18 zeigt, nur in zwei Zellschichten in überaus geringer Zahl und ohne eine gesetzmäßige Lagerung. In einer älteren Wurzel (Fig. 19) steigert sich zwar ihre Menge, doch bleiben sie feinkörnig und „willkürlich“ orientiert. Ein Statolithenapparat wird also offenbar gar nicht mehr entwickelt. Dafs sich trotzdem nur in der Columella Stärke findet, ist wohl als Erbteil von Vorfahren mit geotropisch reagierenden Wurzeln anzusehen.

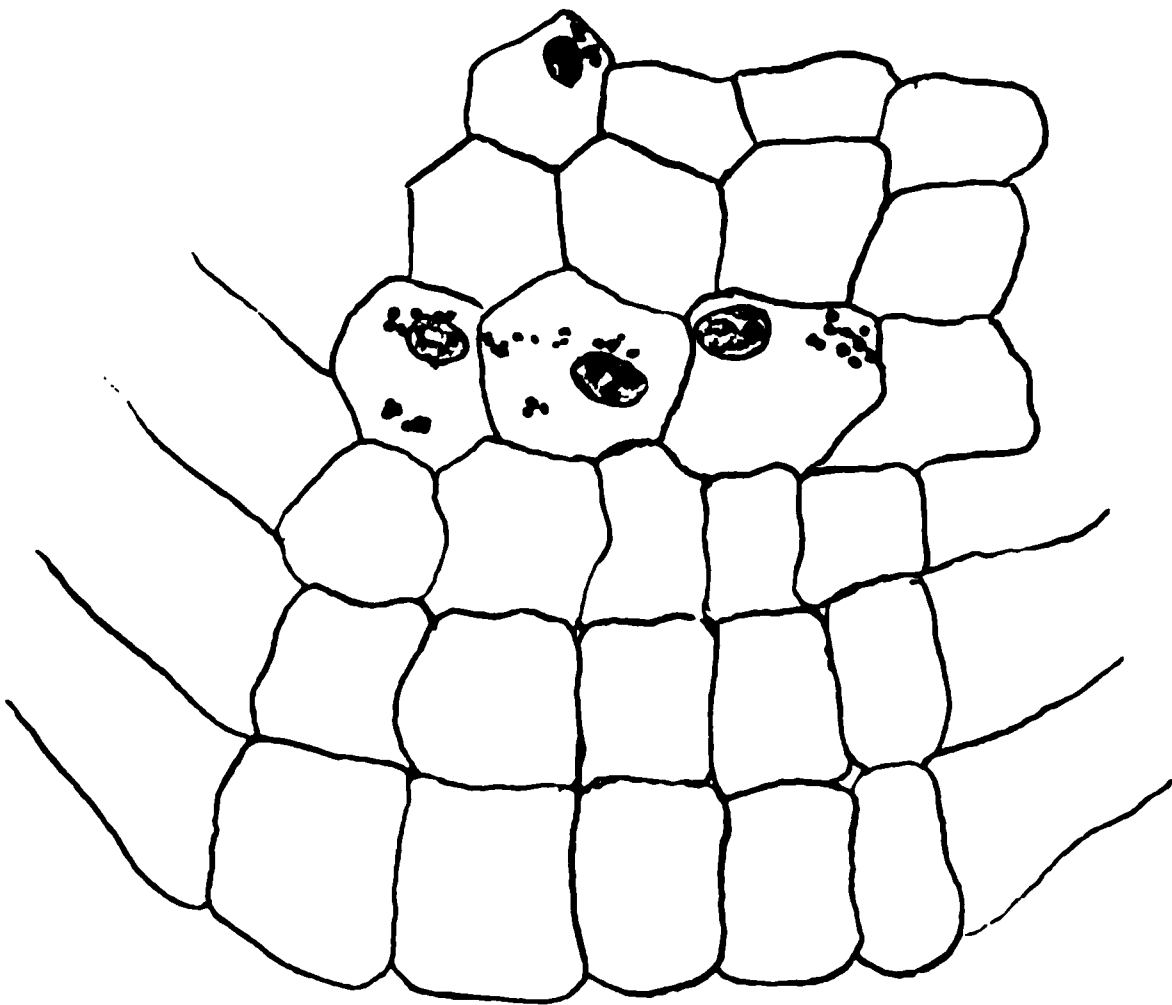


Fig. 18. *Eichhornia crassipes*. Mittlerer Teil einer jungen Wurzel. Stärkekörner noch ungemein wenige und unregelmässig in der Zelle verteilt.

Weiterhin studierte ich *Pistia stratiotes* L.; auch hier entspringen die Wurzeln büschelförmig wie bei *Eichhornia*, und ein Unterschied in der Lage ist äusserlich von jenen nicht erkennbar. Trotzdem liegen, wie Fig. 20 zeigt, die Stärkekörner wie Statolithen; da die

1) Diese sowie *Pistia* u. a. sind, worauf Goebel (III T. II pag. 291 und IV pag. 470) hinweist, haubenlos im strengsten Sinne des Wortes; sie besitzen nur eine „poche digestive“ van Tieghems. Für unsere Zwecke kommt der Unterschied nicht in Betracht. Dafs diese „Hauben“ übrigens später oft abgeworfen werden und damit auch die vorhandenen „Statolithen“ verloren gehen, dürfte unwesentlich sein, nachdem die Wachstumsrichtung der Wurzel erst festgelegt ist (ähnliches sahen wir ja auch schon bei *Phoenix*).

Wurzel schräg gewachsen war, befinden sie sich auch in einer Ecke der Zelle. Entweder könnte hier also die geotropische Sensibilität eher abgenommen haben wie die Ausbildung des Statolithenapparates, oder aber es ist nach der Theorie noch ein schwacher Geotropismus vorhanden.

Um auch eine Dicotyle heranzuziehen, wählte ich das noch mit ziemlich ähnlichen Wurzeln wie das vorige versehene *Nelumbium speciosum* Willd. Nur findet sich hier auch schon die Spitze deutlich senkrecht abwärts gekrümmt; es macht sich also äußerlich die Andeutung einer geotropischen Reaktion bemerkbar. Anatomisch wäre zu bemerken, daß eine Columella nicht abgegrenzt war, vielmehr die ganze Haube gleichmäßig mit Stärkekörnern erfüllt ist. In den mittelsten Schichten lagen sie ganz einem Statolithenapparat entsprechend, an den Seiten mehr unregelmäßig durch die ganze Zelle

Fig. 19. *Eichhornia crassipes*.
Deegl. wie Fig. 18 von einer alten Wurzel.
Die Stärke hat sich zwar sehr vermehrt,
ist aber nirgends in den unteren Teil
der Zelle gesunken.

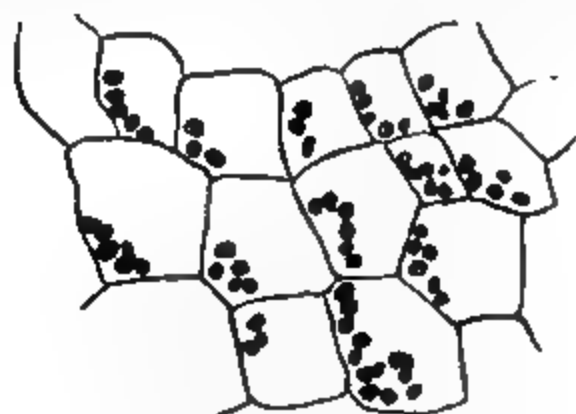


Fig. 20. *Pistia stratiotes*. Wurzel
mit Statolithen versehen.

verteilt, wenn auch mit Bevorzugung der physikalisch unteren
Haube.

Azolla caroliniana Willd. verhält sich nach Némec (IV pag. 115) ganz normal, indem man nach abwärts gehende Wurzeln mit typischen Statolithen in der Haube vorfindet.

Chlorophyllkörner waren allerdings zahlreich vorhanden, sie lagen aber nicht im unteren Teil der Zelle allein, sondern genau so wie es A. l. Richter für seine Objekte beschreibt. Kristalle und andere gegebenenfalls als Statolithen zu betrachtende Körper fehlten gleichfalls, nur weiter rückwärts im Periblem machten sich viele Raphidenbündel bemerkbar, die aber wohl kaum von Einfluss für die geotropische Perception sein können. Die äußersten 3—4 Zellschichten der Haube haben wie bei allen Orchideenluftwurzeln stark verschleimte Wände; ihr Inhalt befindet sich in Degeneration.

Es war meine nächste Aufgabe zu sehen, ob bei Lichtabschluss ein anderes Resultat wie vorhin zu erreichen war. Am 10. Juni wurden drei weitere Wurzeln vorsichtig horizontal aufgebunden und in kleine schwarze, genügend hohe Pappkästen hinein wachsen gelassen. Die offene Seite verstopfte ich lose mit Watte und achtete dabei, dass letztere nur nicht mehr wachstumsfähige Stellen der Wurzel



Fig. 23. *Laelia anceps*.
Wurzelkrümmung bei
Lichtzutritt.

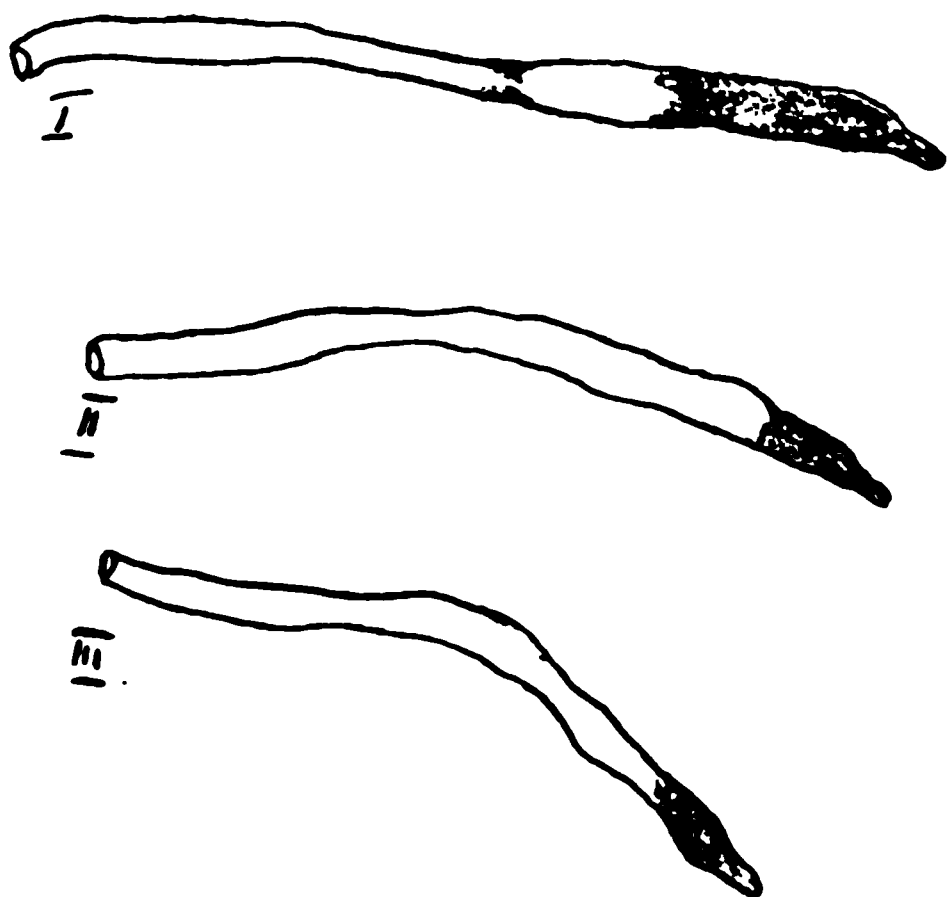


Fig. 24. *Laelia anceps*. Wurzelkrümmung bei Lichtabschluss zum Teil ganz unterblieben (I) oder nur gering (II); bei III dagegen etwas energischer, aber auch noch immer im flachen Bogen.

berührte, um eventuell irgendwelche Berührungsreize auszuschließen. Das Resultat am 23. Juni zeigt sich uns in Fig. 24. Die eine, und es war die am kräftigsten gewachsene Wurzel, war vollkommen gerade geblieben (I); die zweite zeigte eine ganz schwache Beugung nach unten, die dritte hatte eine etwas stärkere Krümmung gemacht, doch war sie immer noch viel geringer als vorhin bei Lichtzutritt. Vor allem ist der Bogen ein viel flacherer als vorher und die Neigung wohl auch durch das Eigengewicht zu erklären.

Also auch diejenige Spezies, die Luftwurzeln besaß, bei denen von den Orchideen unseres Heidelberger Gewächshauses noch am ehesten an Geotropismus zu denken war, reagiert auf den Schwer-

Als letzte, fünfte Gruppe mögen noch gewisse Orchideen herangezogen werden, von denen „negativ geotropische“ Wurzeln beschrieben sind. Einmal soll nach Wiesner (I pag. 76 ff.) dies bei *Gongora galeata* Reichb. fil., *Dendrobium Gibsonii* Lindl., *Dendr. nobile* Lindl., *Dendrocolla Cotes* Lindl.¹⁾, *Stanhopea oculata* Lindl., *St. ecor-nuta* Lem. an einigen Seitenwurzeln der Fall sein.

Vor allem aber wäre an die „Nestwurzeln“ zu denken, auf deren biologische Bedeutung von Schimper (I pag. 61 ff.), Goebel (III T. I p. 235—236), Haberlandt (I pag. 172 ff.), Raciborski (I pag. 352) u. a. hingewiesen wurde. Es sind dies *Oncidium altissimum* Sw. (oder Lindl.?), *Cyrtopodium* sp., *Grammatophyllum speciosum* B.²⁾, *Acriopsis javanica* Reinw. und einige *Cymbidium*-Arten. Experimentelle Forschungen, ob wir es hier mit negativem Geotropismus zu tun haben, existieren noch nicht. Schimper meint zwar (I pag. 62): „Die Stellung der Pflanze sei, welche sie möge, ihre Wurzeln stehen stets nach oben und zwar bilden sie die verschiedenartigsten Winkel, um sich in den Erdradius zu stellen; kein anderer Tropismus kann die Ursache der Erscheinung sein, wie es jedermann in reichen Orchideenhäusern konstatieren kann.“ Aber Sachs (III pag. 4) drückt sich schon vorsichtiger aus, wenn er sagt, daß die fraglichen Wurzeln „nicht geotropisch oder vielleicht sogar mit negativem Geotropismus begabt“ sind.

Von Pflanzen dieser Gruppe standen mir leider nur *Cymbidium javanicum* Blume und *C. bicolor* zur Verfügung, von ersterem nur drei, von letzterem gar nur eine Wurzel. Eine anatomische Untersuchung ergab, daß Stärke oder irgendwelche andere Statolithen auch hier völlig fehlten.

Wir haben also nirgends bei den Luftwurzeln der Orchideen — außer einmal bei *Brassia verrucosa* in den äußersten Schichten — etwas gefunden, was als Statolithenapparat gedeutet werden kann. Ebenso glaube ich gezeigt zu haben (durch den Versuch mit *Laelia anceps*), daß jedenfalls energische geotropische Krümmungen völlig fehlen. Zuweilen ist ja doch noch eine Reaktion auf den Schwerkraftsreiz möglich, aber, und auch das scheint mir mit unseren anatomischen Funden in Einklang gebracht werden zu können, wäre diese immer sehr langsam. Und denken wir, daß die epiphytischen Orchideen von terrestrischen mit statolithenführenden Wurzeln ver-

1) Im „Kew Index“ unbekannt; etwa ein Druckfehler aus *D. teres* Blume?

2) Das von Goebel noch angegebene *G. scriptum* ist nach dem „Kew Index“ mit *G. speciosum* identisch.

Neben der heliotropischen Empfindlichkeit kommt in ausgedehntem Maße unseren Luftwurzeln noch hydrotropische zu. Wir hatten in Fig. 29 schon *Epidendrum cochleatum* als schönes Beispiel hierfür. Und mehr oder weniger intensiv kann man überall sehen, wie Wurzeln, die gerade am Topfrande wachsen, diesem genau entlang gehen. Goebel (III T. I pag. 160) führt einen Fall an, in dem bei *Cattleya Harrisoniae* Paxt., die auf einem Holzpflöcke kultiviert wurde, die Luftwurzel zunächst der einen vertikalen Seite dicht angeschmiegt nach unten wuchs (und zwar vielfach in schiefem Winkel zur Lotlinie), dann umbog, der unteren horizontalen Fläche des Pflöckes folgte, um von hier aus auf der hinteren vertikalen Fläche wieder nach oben zu gehen. Ähnliches kann auch ich berichten. Auf diese Weise kommen häufig „nach aufwärts wachsende“ Wurzeln zustande. Eine Wurzel von *Aerides Fieldingi* Lodd. ging an der vertikal stehenden Etiquette aus Aluminiumblech in die Höhe, um dann an der anderen Seite, allerdings nicht mehr dem Körper dicht anliegend, herab zu wachsen.¹⁾

Aus unseren Gewächshauskulturen könnten wir entnehmen, daß fast alle der erwähnten Orchideen außer ihren „Luftwurzeln“ auch „terrestrische“ besitzen; wenigstens wachsen gewisse stets in die den Pflanzen gebotene „Erde“ hinein, ja bei manchen sieht man überhaupt keine Wurzeln an die Luft treten. Trotzdem dürfen wir uns nicht verleiten lassen, sie mit denen unserer einheimischen „Erdorchideen“ gleichzustellen; denn die den Epiphyten in der Kultur gebotene „Erde“ ist nur ein loser Grus von Scherben, Sand, Kohle, Sphagnum etc. Namentlich de Janczewski (I) hat die Frage näher behandelt, ob sich die anatomische Struktur der in diese Erde hineingehenden Wurzeln von der in die Luft ragenden unterscheidet.

Er fand, daß bei einigen überhaupt nicht wesentliche Veränderungen, bei anderen nur gewisse Unterschiede in der Form, auch etwas in der Struktur durch das veränderte Medium erzeugt werden. Aber das Charakteristikum der Luftwurzel, das Velamen, bleibt unter allen Umständen erhalten!

J. Costantin (I) hat weiterhin eine als Luftwurzel entstandene Wurzel von *Vanda congesta* Lindl. (= *Acampe congesta* Lindl.) gezwungen, in die Erde zu wachsen und auch nicht die Unterdrückung

1) Bei dem Besprengen der Orchideen mit Wasser bleibt häufig an den Wurzelspitzen ein Tropfen hängen. Dies kann natürlich auch an horizontal aufgebundenen der Fall sein. Wenn dann hier eine Krümmung eintritt, würde somit auch ein hydrotropischer Reiz in Frage kommen!

Listera ovata R. Br. zeigte mir das nämliche wie die beiden *Orchis*-Arten.

Von gewissem Interesse erwies sich für mich *Herminium Monorchis* R. Br., die ich am Rande eines lehmigen Hohlweges von Wiesloch nahe bei Heidelberg sammelte. Wie uns Fig. 31 zeigt, gehen auch hier einige Wurzeln zuweilen ziemlich steil nach oben. In den gesehenen Exemplaren waren dies aber nur junge (a); während andere anfangs nach aufwärts, dann im Bogen nach unten verlaufen (b).

In den ersteren Wurzeln (a) sah ich schon sehr viele Stärkekörner im Periblem unregelmäßig in den Zellen verteilt und erst ganz wenige, noch sehr feinkörnige gleichfalls ohne bestimmte Anordnung in der Haube, während die Stärke in den untersten Schichten des Periblems schon grobkörnig ist. Eine besondere „Columella“ hob sich nicht ab; im Periblem fielen weiterhin eine Menge Raphidenbündel auf.

In den nach unten wachsenden Wurzeln hatten sich die Stärkekörner in der ganzen Haube beträchtlich vermehrt, waren auch viel größer als anfangs geworden und lagen teilweise als Statolithen im unteren Teile der Zelle, teils in der Mitte um den Kern. Dies fand ich bereits, wenn die Wurzel noch ziemlich kurz, erst 2 cm lang war.

Das Verhalten von *Herminium* erinnert uns also an das von *Festuca* und *Poa* auf Sandboden.

Wir hätten nun noch nach vermittelnden Übergängen zwischen den terrestrischen und epiphytischen Orchideen zu suchen. In erster Linie kämen dafür die drei zu den einheimischen Malaxideen gerechneten Pflänzchen in Betracht, die schon „Luftknollen“ besitzen und über die Goebel noch kürzlich (V pag. 94) genaueres veröffentlichte. Mir stand von ihnen durch die lebenswürdige Vermittlung meines Kollegen Professor Glück ein Exemplar von *Liparis (Sturmia) Loeselii* Rich. zur Verfügung. Die Wurzeln sind, worauf auch schon Irmisch (I pag. 156 ff.) und Goebel (V pag. 96 ff.) hinweisen, sehr reduziert; sie hatten nur noch das Ansehen von stärkeren Faserwurzeln, die zwar meist nach unten gingen, im Habitus aber den

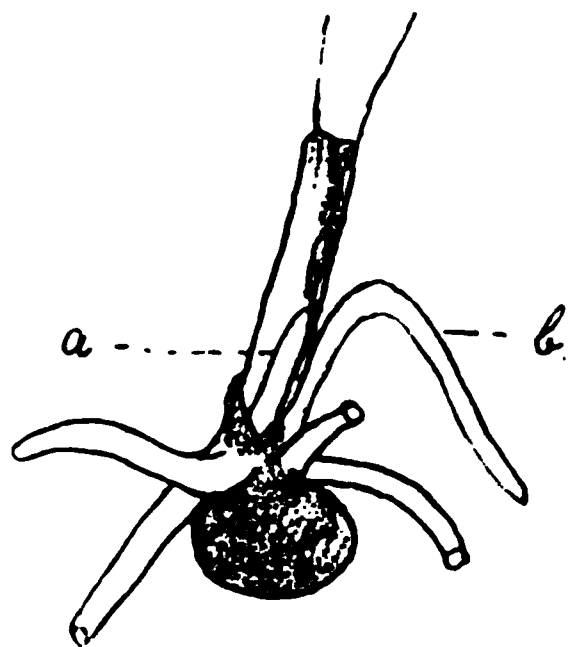


Fig. 31. *Herminium Monorchis*. Unterirdischer Teil der Pflanze. Bei a eine junge, nach aufwärts gewachsene Wurzel, bei b eine ältere, welche nach anfänglichem Emporwachsen später ihre Spitze nach unten gerichtet hat.

Dieser Unterschied tritt in unseren Gewächshäusern allerdings oft nicht deutlich zutage,¹⁾ er wurde vielmehr erst von Schimper (I pag. 51 ff.) nach Beobachtungen in den Tropen klargestellt, und demzufolge sind leider (s. Went I pag. 25—26) die älteren Untersuchungen von Wiesner (I pag. 76 ff.) über ihren Helio- und Geotropismus nicht recht zu verwenden,²⁾ da wir nicht wissen, mit welcher von beiden Wurzelkategorien er operierte. Ich will trotzdem erwähnen, daß von 15 Aroideen bei vier ein stark ausgesprochener negativer Heliotropismus, bei den übrigen noch immer ein „deutlicher“ gefunden wurde. Ebenso kommt ihnen ein starker positiver Hydrotropismus zu. Als negativ geotropisch erwiesen sich *Philodendron eximium* Schott, die jungen Wurzeln von *Ph. Karstenianum* Schott und vor allem das auch von Schimper (I) näher studierte *Anthurium Hügelii* Schott. In dem Gewächshausmaterial, das Lierau (I) zu Gebote stand, war bei letzterem aber ein Unterschied zwischen Haft- und Nährwurzeln überhaupt nicht zu bemerken.

Im übrigen sind die Nährwurzeln positiv geotropisch; zwar hat man dies ja schon längere Zeit angenommen, doch wurde es erst von Went (I pag. 28) für *Pothos aurea* Linden³⁾ unter Lichtabschluss nachgewiesen.

Für die Anatomie ist die Dissertation von Lierau (I) und die schon mehrfach genannte von Al. Richter (I) zu erwähnen. Wir können aus ihnen entnehmen, daß Stärke in den Wurzeln reichlich zu bemerken ist, daneben viel Gerbstoff; oft sind auch in der Nähe der Spitze gewisse Zellen mit Anthocyan erfüllt. Vom Standpunkt der „Statolithentheorie“ hat Némec (IV pag. 102, 111) die positiv geotropischen Luftwurzeln von *Monstera deliciosa* Liebm. und *Anthurium lanceolatum* Kunth studiert und ganz „normal“ bewegliche Stärkekörner gefunden; die Bedeutung der Columella war hier sehr ausgeprägt zu beobachten.

Ich selbst habe außer *Monstera deliciosa* noch die Nährwurzeln von *Philodendron pinnatifidum* Schott, *Rhaphidophora decursiva* Schott und *Anthurium Veitchi* Mast. untersucht. Überall streben sie mög-

1) Lierau (I pag. 14) sagt mit Recht: „Hier (d. h. in Europa) sind sie sorglich in Töpfe mit reichlicher Nahrung gepflanzt und haben sich dieser Lebensweise insofern angepasst, als sie gar nicht daran denken, Haftwurzeln zu bilden, sondern nur dann und wann eine Luftwurzel in den Boden treiben; sie sind also sämtlich Bodenpflanzen geworden.“

2) Dies gilt in noch höherem Maße für die Angaben von Morren (I pag. 855).

3) Doch war vielleicht die Spezies nicht richtig bestimmt.

Angaben bei Wiesner in dessen grosser Heliotropismus-Monographie (I pag. 76 ff.).

Die Struktur der Wurzelhaube wird in all diesen Arbeiten nicht beschrieben. Nur Al. Richter (I pag. 44) gibt an, dass in den langen fadenartig herabhängenden Luftwurzeln von *Ficus Neumannii* Cels. sich in der Haube reichlich Stärke vorfinde. Über die Lagerung sagt er aber nichts. Némec hat (IV pag. 110 ff.) sodann das zu den Urticeen gehörige, schon mehrfach erwähnte *Brosimum microcarpum* studiert, dessen Wurzeln horizontal oder schief nach unten gehen. Hier fand er einen Statolithenapparat intakt, die Columella dabei schön abgegrenzt.

Ich selbst untersuchte noch die steil nach abwärts gerichteten Luftwurzeln von *Vitis pterophora* Baker und *Zebrina pendula* Schnizl.; in beiden waren die Stärkekörner der Haube in den physikalisch unteren Teil gefallen. Bei der zuletzt genannten Pflanze sah ich übrigens ein paar Male die ganze Haube in Degeneration. Ganz normal findet sich dieser Vorgang des Abwerfens der Haube in späterem Alter nach Jørgensen (I) bei gewissen Bromeliaceen, deren eigentümlichen Wurzelverlauf im Inneren des Stammes wir schon oben kennen lernten. Schimper sagt nun auch ausdrücklich (I pag. 68), dass die Wurzeln der epiphytischen Bromeliaceen nur noch die Funktion von Haftorganen haben, und Goebel vergleicht sie ebenso (IV pag. 470) direkt mit „Haftwurzeln“.

Bei einigen *Tillandsia*-Arten ist eine Wurzel ja sogar überhaupt nicht ausgebildet. Es scheint mir auch in diesem Falle nicht „zufällig“ zu sein, dass bei der Reduktion dieser ageotropischen Wurzeln zuerst die Haube verschwindet.

Als letzte Gruppe hätten wir hier noch die „Haftwurzeln“ anzuschliessen, die nach den Untersuchungen von Chas. Darwin (I), Schimper (I), Goebel (III), Went (I) u. a. bekanntlich nicht mehr geotropisch empfindlich sind. Es ist allerdings für gewisse die Vermutung ausgesprochen, dass sich bei ihnen ein „Transversalgeotropismus“ bemerkbar mache (Haberlandt I pag. 162), doch ist diese Annahme zurzeit noch kaum gerechtfertigt.

Auf das Vorkommen von Statolithen hat der letztgenannte Forscher (Haberlandt IV pag. 461) verschiedene Wurzeln aus der ganzen Kategorie bereits studiert. Er fand, dass bei *Hedera Helix* L. und *Marcgravia dubia* H. B. et K. (= *M. umbellata* L.) die Haube völlig stärkefrei ist und sich ebensowenig im Urmeristem des Wurzelkörpers Stärke vorfindet. Bei *Hoya carnos*a R. Br. und *Ficus*

Zum Schluss wollen wir die Hauptergebnisse kurz rekapitulieren:

A. Erdwurzeln.

1. Primäre Adventivwurzeln, welche keine oder nur eine geringe geotropische Reaktion zeigen, sind auch bei Erdpflanzen viel weiter verbreitet als man gewöhnlich denkt.

2. Wir können hier etwa unterscheiden (siehe pag. 25/26):

a) Wurzeln dauernd ageotropisch:

I. Typus *Arum*: Wurzeln aufwärtsgehend; Stärkekörner in der Haube fehlend.

II. Typus *Salix* (als Ausnahme auch bei *Zea*): Wurzeln aufwärtsgehend oder schräg verlaufend; Stärkekörner in der Haube fehlend oder wenige unregelmäßig verteilt.

III. Typus *Epimedium*: Wurzeln unregelmäßig nach allen Seiten; Stärkekörner in der Haube reichlich vorhanden, unregelmäßig verteilt.

b) Wurzeln zeitweise ageotropisch:

IV. Typus *Festuca-Poa*: Wurzeln anfangs viele anscheinend autotrop, dabei einige auch direkt nach aufwärts, später alle abwärts positiv geotropisch; Stärkekörner in der Haube anfangs ziemlich unregelmäßig verteilt, später regelmäßig gelagert, als Statolithen fungierend.

V. Typus *Leontice*: Wurzeln anfangs anscheinend autotrop, die von der oberen Seite der Knolle nach aufwärts gehend, später dieselbe Lage behaltend, aber anscheinend mit „geotropischem Eigenwinkel“ wachsend; Stärkekörner in der Haube anfangs keine, dann wenige unregelmäßig verteilt, später regelmäßig im unteren Teil der Zellen mit Statolithenfunktion.

3. Parasitische Pflanzen zeigen wie in ihrem ganzen Wurzelhabitus, so auch namentlich was die Haube anbelangt, eine weitgehende Reduktion. Auch bei Saprophyten ist die Calyptra oft nur sehr rudimentär, bei anderen normal und reichlich mit Stärke versehen, doch ist diese dann unregelmäßig in der Zelle verteilt. Ein Geotropismus ist in diesen Wurzeln nicht mehr ausgeprägt.

4. Die „Kurzwurzeln“ von *Aesculus Hippocastanum*, die keine Haube mehr besitzen, sind geotropisch nicht empfindlich. Stärkekörner fehlen hier stets.

5. Durch stärkere Reize, z. B. hydro- oder traumatotropische, kann in geotropisch reaktionsfähigen Wurzeln letztere Reaktion verhindert werden, in Erscheinung zu treten. Die Anordnung der als

Orchideen in dem uns beschäftigenden Punkte verhalten würden. Zwar sind bei ihnen die Hauben noch mit Stärkekörnern erfüllt, doch ist auch hier eine Tendenz unverkennbar, den Statolithenapparat zu unterdrücken. Damit würde auch das Wachstum der Wurzeln nach verschiedenen Richtungen gut übereinstimmen.

13. Bei der noch „terrestrisch“ lebenden *Liparis Loeselii*, die schon Luftknollen besitzt, glich auch die Beschaffenheit der Haube und die geotropische Empfindlichkeit der Wurzeln sehr der der Epiphyten.

14. Im Gegensatz zu den Orchideen sind gewisse Luftwurzeln der Aroideen („Nährwurzeln“) deutlich positiv geotropisch und haben auch Statolithen. Beides fehlt dagegen den „Haftwurzeln“.

15. Auch bei Luftwurzeln an Pflanzen aus anderen Familien (*Vitis*, *Zebrina*) finden sich in der Columella leicht bewegliche Stärkekörner.

16. Schliesslich können wir noch hervorheben, dass die unter Punkt 2b bei „Typus IV“ der Erdwurzeln erwähnte Erscheinung, dass anfangs Wachstum in beliebiger Richtung und Mangel eines Statolithenapparates, erst später positiver Geotropismus und Vorhandensein von Statolithen konstatiert wird, sich sowohl bei Erd- als auch bei Wasser- (*Veronica*, *Cicuta*) und Luftwurzeln (Aroideen) vorfindet.

Heidelberg, botanisches Institut, den 20. Juli 1904.

Zusatz bei der Korrektur.

Inzwischen hatte Herr Lehrer Plettke aus Geestemünde die Liebenswürdigkeit, mir einige Exemplare von *Carex arenaria* zu übersenden, die ich zum Teil zum Zwecke der weiteren Beobachtung im Friedrichsfelder Walde auf Sand ansiedelte. Auch habe ich Ende August ds. Js. selbst auf der Kurischen Nehrung bei Sarkau genannte Pflanze zahlreich im Dünensande wachsend gefunden. Die von Johan Erikson (I) geschilderten oberflächlichen Wurzeln sah ich nicht nur steil nach aufwärts, sondern auch nach allen möglichen anderen Richtungen verlaufen. Stets sind sie in ein überaus fein verzweigtes Wurzelsystem aufgelöst und die Endwürzelchen dabei nach allen Seiten orientiert. Die Enden irgendwelcher „Primärwurzeln“ waren meist kaum von anderen zu unterscheiden. Eine mikroskopische Untersuchung lehrte mich, dass „Statolithen“ immer in der Haube völlig fehlen. Wie ich schon oben vermutete, sind die Wurzeln ohne Zweifel ageotropisch und nicht negativ geotropisch. Der Typus von *Carex arenaria* liesse sich wohl an den von *Epimedium* oder den gewisser Saprophyten (*Pirola*) in unserer Übersicht anschliessen.

23. **Haberlandt I**, Eine botanische Tropenreise. Indomalayische Vegetationsbilder und Reiseskizzen. Leipzig 1893.
24. — **II**, Über die Perception des geotropischen Reizes. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18. 1900.
25. — **III**, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.
26. — **IV**, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Pringsheims Jahrbücher Bd. 38. 1903.
27. **de Janczewski I**, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées Ann. d. scienc. nat. bot. 7 sér. t. 2. 1885.
28. **Jørgensen I**, Bidrag till Rodens Naturhistorie. Bot. Tidskrift 3. Reihe Bd. 1 u. 2. 1878 u. 1879. Ref. in Bot. Jahresber. 1878 I pag. 43 und 1879 I pag. 79.
29. **Jost I**, Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. Bd. 45. 1887. (Dissert. Straßburg.)
30. — **II**, Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. Biol. Centralbl. Bd. 22. 1902.
31. **Irmisch I**, Zur Morphologie der monokotylichen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
32. **Kamieński I**, Die Vegetationsorgane der Monotropa Hypopitys L. Bot. Ztg. Bd. 39. 1881.
33. **Karsten G. I**, Über die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel. Eine morphologisch-biologische Studie. Bibl. bot. Heft 22. 1891.
34. **Kerner von Marilaun I**, Pflanzenleben. Bd. 1. Leipzig 1888.
35. **Klein und Szabó I**, Zur Kenntnis der Wurzeln von Aesculus Hippocastanum. Flora Bd. 63. 1880.
36. **Kny I**, Einfluß der Schwerkraft auf die Anlegung von Adventivwurzeln und Adventivsprossen. Sitz.-Ber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin v. 21. III. 1876.
37. **Kooh L. I**, Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuten. Hansteins bot. Abh. Bd. 2 Heft 3. 1874.
38. — **II**, Untersuchungen über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 11. 1877. (Hab.-Schrift Heidelberg.)
39. **Leitgeb I**, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. Bd. 24. Wien 1865.
40. **Lierau I**, Über die Wurzeln der Araceen. Englers Jahrbücher Bd. 9. 1888. (Dissert. Berlin.)
41. **Meinecke I**, Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora Bd. 78. 1894. (Dissert. Heidelberg.)
42. **Miehe I**, Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 37. 1902. (Hab.-Schr. Leipzig.)
43. **Molisch I**, Über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch Gase (Aerotropismus). Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. Bd. 90 I. Abt. Wien 1884.
44. **Morren I**, De la sensibilité et des mouvements chez les végétaux. Bull. de l'acad. roy. d. scienc. des lettres et des beaux-arts de Belgique 3 sér. t. 10. 1885.
45. **Némes I**, Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18. 1900.

72. Sachs III, Über latente Reizbarkeiten. Flora Bd. 77. 1893.
73. Schenck I, Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 20. 1889.
74. — II, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. I. Teil. Botanische Mitteilungen aus den Tropen Heft 4. Jena 1892.
75. Schimper I, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Botanische Mitteilungen aus den Tropen. Heft 2. Jena 1888. („Vorl. Mitteilung“: Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Centralbl. Bd. 17. 1884.)
76. Schröder H. I, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 16. 1903.
77. Schumann I, Negativ geotrope Wurzeln. Monatsschrift für Kakteenkunde Bd. 13. 1903. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 93 pag. 510. 1903.)
78. Scott Rina und Sargent Ethel I, On the development of *Arum maculatum* from the seed. Annals of botany vol. 12. 1898.
79. Stahl I, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 2. 1884.
80. Tischler I, Die Berberidaceen und Podophyllaceen. Versuch einer morphologisch-biologischen Monographie. Englers Jahrbücher Bd. 31. 1902. (Habil.-Schrift Heidelberg.)
81. Tondera I, Beitrag zur Kenntniss des funktionellen Wertes der Stärkescheide. Bull. de l'acad. d. scienc. de Cracovie, math.-naturw. Kl. 1903. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 95 pag. 122. 1904.)
82. Treub I, Sur les urnes du *Dischidia Rafflesiana*. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg vol. 3. 1883.
83. Vöchting I, Über Organbildung im Pflanzenreiche Bd. 1. Bonn 1878.
84. Volkens I, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grund anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1885.
85. Waage I, Über haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 9. 1891.
86. Went I, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg vol. 12. 1895.
87. Wieler I, Die Funktion der Pneumathoden und des Aerenchym. Pringsheims Jahrbücher Bd. 32. 1898.
88. Wiesner I, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Eine physiologische Monographie, Teil 2. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 43. Wien 1882.
89. — II, Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln (Darwin'sche und geotropische Wurzelkrümmungen). Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 89 Abt. I. Wien 1884.
90. — III, Zur Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri*. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 106 Abt. I. Wien 1897.
91. — IV, Studien über den Einfluss der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 111 Abt. I. Wien 1902.
92. Wittrock I, Einige Beiträge zur Kenntniss der *Trapa natans* L. Bot. Centralbl. Bd. 31. 1887.

Über die Heterorhizie bei Dikotylen.

Von A. Tschirch.

Mit 16 Abbildungen.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß die Wurzel sehr verschiedene Funktionen besitzen kann. In erster Linie wird sie allerdings stets einerseits der Befestigung der Pflanze im Boden, anderseits der Aufnahme der gelösten anorganischen Bodenbestandteile dienen. Es gibt aber noch eine Menge anderer Wurzeln, die besonderen Funktionen angepaßt sind. K. Goebel führt in seiner Organographie der Pflanzen folgende auf:

1. Atemwurzeln (Pneumatophoren) der Sumpfpflanzen,
2. Assimilationswurzeln und sproßbildende Wurzeln der Podostemaceen,
3. Luftwurzeln der Cycadeen,
4. Wurzeln der Epiphyten:
 - a) Haftwurzeln (einige Orchideen),
 - b) Assimilationswurzeln (einige Orchideen),
 - c) Haftwurzeln (Tillandsia),
5. Kletterwurzeln, bisweilen Haft- und Nährwurzeln getrennt (Epheu),
6. Wurzeln als mechanische Schutzorgane, Dornwurzeln (Myrmecodia),
7. Speicherwurzeln.

Immerhin sind alle die genannten, besonderen Funktionen angepaßten Wurzeln eben Besonderheiten und meist auf bestimmte Familien oder gar Arten beschränkt. Nur den Charakter als Speicherwurzel vermag jede perennierende Wurzel einer mehrjährigen Pflanze anzunehmen, wenigstens als Nebenfunktion während des Winters (Levisticum, Angelica). Doch wird man als Speicherwurzeln κατ' ἐξοχὴν wohl nur jene bezeichnen, die durch ausgeprägte, mehr oder weniger knollige Verdickung den Charakter eines Speicherorganes annehmen.

Zu den genannten Wurzeltypen treten nun noch die neuerdings, besonders von Rimpach, näher untersuchten sog. Zugwurzeln. Dieselben sind contractil. Sie vermögen die oberirdische Pflanze in den Boden hineinzuziehen, dienen daher weder der Befestigung, noch der Ernährung oder Speicherung, sondern einer besonderen Funktion. Sie ziehen sich in der Längsrichtung zusammen, führen wenig oder gar kein mechanisches Gewebe, dagegen reichlich Parenchym. Rimpach fand dieselben (neben Nährwurzeln) bei *Scilla bifolia*, *Ornitho-*

galum nutans, *Crocus Imperati*, *Trigidia pavana*, *Gladiolus communis*, *Oxalis lasiandra* u. a., also besonders bei Monokotylen.

Ich glaube, daß sie viel weiter verbreitet sind und (allerdings als Nebenfunktion) auch bei vielen perennierenden Dikotylenwurzeln vorkommen. Wenigstens deutet die krause Beschaffenheit, die vielen, dicht übereinander liegenden, querverlaufenden, zarten Ringwulste, die man am Wurzelkopfe vieler perennierender Wurzeln findet und die keineswegs Blattnarben sind, darauf, daß wenigstens der obere Teil vieler Dikotylenwurzeln auch contractile Eigenschaften besitzt. Doch bin ich dieser Erscheinung nicht weiter nachgegangen und habe nur auf einige derartige Befunde in meinem Anatomischen Atlas hingewiesen.

Die Frage, welche ich in Gemeinschaft mit Herrn Neuber näher studiert habe, ist eine andere. Sie betrifft die Heterorhizie bei den Dikotylenwurzeln.

Es war mir bei *Valeriana officinalis* aufgefallen, daß ein und dieselbe Pflanze zwei gänzlich verschieden gebaute Wurzeln besaß. Ich habe den Befund in dem von mir gemeinsam mit Prof. Oesterle herausgegebenen Anatomischen Atlas wie folgt beschrieben:

Die jüngsten Wurzeln zeigen meist einen triarchen Bau — tetrarche, pentarche, heptarche und oktarche sind seltener —, doch kommen auch diarche vor. Der Gefäßteil der radialen Bündel liegt central, die Strahlen stoßen im Centrum der Wurzel aneinander, so daß bei den jüngsten Wurzeln ein Mark nicht sichtbar ist. Mit den primären Gefäßstrahlen alternieren die primären Siebbündel. Späterhin freilich pflegen die Gefäße in der Mitte auseinander zu weichen. Es schiebt sich Parenchym ein und die fertige ältere Wurzel enthält ausnahmslos Mark. Bei den jüngsten Wurzeln umgibt den polyarchen Gefäßbündelcylinder zunächst das einschichtige Perikambium und dann die ebenfalls einschichtige Endodermis, deren Wände verkorkt sind. Nach außen folgt dann die sehr stärkereiche primäre Rinde und zu äußerst liegt eine reichlich Wurzelhaare führende Epidermis und unter dieser ein einreihiges, aus verkorkten, ätherisches Öl führenden Zellen bestehendes Hypoderm. Bei älteren Wurzeln geht der primär radiale Bau der Bündel in den kollateralen Bau über, indem in dem Verbindungsgewebe, zwischen Gefäß- und Siebteil ein sekundäres Meristem, ein Kambiumstreif sich bildet, der sich bei *Valeriana* nicht über die Gefäßstrahlen hin fortsetzt. So entsteht ein im Querschnitt in Wellenlinie ringsum laufender, nur an den primären Gefäßstrahlen durch ein oder zwei Markstrahlzellen unterbrochener Verdickungsring. Dies Stadium ist oft noch bei ziemlich dicken Wurzeln zu sehen

Ich habe dann später, gelegentlich der Studien, die ich mit Herrn Clair Dye über die Entwicklungsgeschichte verschiedener unterirdischer Organe ausführte, den der Ernährung dienenden Wurzeln den Namen „Ernährungswurzeln“, den der Befestigung dienenden den Namen „Befestigungswurzeln“ gegeben. Die Bezeichnungen „Nährwurzeln“ und „starre Haftwurzeln“, deren sich Rimpach bedient, scheinen mir weniger geeignet.

Die ganze Erscheinung, daß ein und dieselbe Pflanze Wurzeln mit verschiedener Funktion und dementsprechend verschiedenem Bau bildet, mag als Heterorhizie bezeichnet werden, ein Wort, das ähnlich wie Heterophyllie gebildet ist.

Diese Heterorhizie ist, wie unsere Untersuchungen lehren, eine bei den Dikotylen weit — man kann fast sagen, allgemein — verbreitete Erscheinung. Der Fall ist relativ selten, wo eine und dieselbe Wurzel sowohl der Ernährung wie der Befestigung dient.

In untergeordneter Weise werden ja auch die Befestigungswurzeln der Ernährung dienen, besonders natürlich im Jugendstadium und etwas dienen natürlich auch die Ernährungswurzeln der Befestigung. Aber die Arbeitsteilung ist doch in einem viel umfangreicheren Masse durchgeführt als man auf den ersten Blick anzunehmen geneigt ist.

Wir haben ein großes Material durchmustert, Vertreter von möglichst vielen verschiedenen Familien zum Vergleiche herangezogen und Wurzeln von möglichst gleicher Dicke mit einander verglichen. Das Ergebnis war fast überall das nämliche. Die Heterorhizie ist bei den Dikotylen eine weit verbreitete Erscheinung.

Einige Beispiele mögen den Sachverhalt erläutern.

Mentha piperita.

(Fig. 3 und 4.)

Diese Pflanze zeigt den Unterschied zwischen Ernährungs- und Befestigungswurzel in ausgeprägter Weise.

Ernährungswurzel. Dieselben sind ursprünglich pentarch- oder oktarch. Später umgibt ein Kreis von oft acht Bündeln ein großes Mark. Die Rinde ist breit.

Befestigungswurzel. Im Centrum liegt ein kräftig entwickelter, strahlig gebauter Libriformcylinder. Die Rinde ist schmal.

Der Durchmesser des Gefäßsteilcylinders der Befestigungswurzel ist bei gleichem Wurzeldurchmesser stets größer als der Durchmesser

Befestigungswurzel. Das Bündel geht frühzeitig in den sekundären Bau über, frühzeitig bildet sich auch Libriform im Centrum. Schließlich liegt in der Mitte ein relativ breiter Libriformstrang.

Das Verhältnis des Durchmessers der ganzen Wurzel zum Durchmesser des Gefäßbündelcylinders ist bei *Arnica* ein anderes wie bei *Mentha*, wie folgende Zahlen zeigen.

Fig. 5. Ernährungswurzel von *Arnica montana*. Durchm. 1,45 mm.

Fig. 6. Befestigungswurzel von *Arnica montana*. Durchm. 1,45 mm.

Ernährungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,45 mm . . .	0,40 mm
1,24 „ . . .	0,35 „
1,35 „ . . .	0,38 „
1,28 „ . . .	0,36 „
1,10 „ . . .	0,30 „
1,52 „ . . .	0,42 „

Befestigungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,37 mm . . .	0,34 mm
1,34 „ . . .	0,33 „
1,45 „ . . .	0,36 „
0,94 „ . . .	0,22 „
1,52 „ . . .	0,37 „
1,16 „ . . .	0,29 „

Bei gleichem Durchmesser der ganzen Wurzel ist also der Durchmesser des Centralcylinders bei den Ernährungswurzeln etwas größer als bei den Befestigungswurzeln.

Bei *Arnica* kommt auch eine Übergangsform vor. Dieselbe zeigt aber einen ganz anderen Bau wie die oben erwähnte bei *Mentha*.

Befestigungswurzeln. In der Mitte liegt ein breiter, solider Kern von Libriform, in den wenige kleine Gefäße eingebettet sind. Dieser Kern wird von einem Kranze gefäßführender Libriformbündel umgeben.

Der Durchmesser des Centralcylinders ist bei den Befestigungswurzeln wiederum gröfser als bei den Ernährungswurzeln.

Ernährungswurzeln:

Durchmesser der ganzen Wurzel		Durchmesser des Centralcylinders
2,39 mm	. . .	0,94 mm
2,27 "	. . .	0,82 "
1,55 "	. . .	0,43 "
2,08 "	. . .	0,88 "
2,40 "	. . .	0,98 "
1,82 "	. . .	0,73 "

Befestigungswurzeln:

Durchmesser der ganzen Wurzel		Durchmesser des Centralcylinders
1,97 mm	. . .	0,75 mm
2,17 "	. . .	1,16 "
2,87 "	. . .	1,69 "
2,75 "	. . .	1,23 "
1,40 "	. . .	0,60 "
1,84 "	. . .	0,53 "

Gut unterschieden finden sich Ernährungs- und Befestigungswurzeln bei folgenden zu sehr verschiedenen Familien gehörigen Arten:

Aconitum Napellus, *A. Stoerckeanum*, *A. paniculatum*, *A. japonicum*, *Helleborus viridis*, *H. niger*, *H. caucasicus*, *H. purpurascens*, *Adonis vernalis*, *Trollius europaeus*, *Digitalis purpurea*, *Mentha piperita*, *Artemisia vulgaris*, *Ranunculus acer*, *Imperatoria Ostruthium*, *Epilobium angustifolium*, *Valeriana officinalis*, *Arnica montana*, *Vincetoxicum officinale*, *Hyoscyamus niger*, *Lamium album*, *Ballota italica*, *Geranium Robertianum*, *Solidago canadensis*, *Anemone vulgaris*.

Keine Befestigungswurzeln waren zu konstatieren bei:

Asarum europaeum und *Helianthemum leucanthemum*.

Die Hauptwurzel übernimmt die Befestigung bei:

Lactuca virosa und *Trigonella Faenum graecum*.

Fasst man das Ergebnis zusammen, so läßt sich folgendes sagen:

In allen den Fällen, wo eine starke Hauptwurzel vorhanden ist, kann die Ausbildung besonderer Befestigungswurzeln unterbleiben und die Nebenwurzeln zeigen durchweg den Charakter von Ernährungswurzeln. In den Fällen, wo neben Ernährungswurzeln Befestigungswurzeln ausgebildet werden, zeigen die letzteren entweder einen centralen Holzkörper ohne Libriform oder einen centralen Libriformcylinder (meist mit eingestreuten Gefäßen) oder einen centralen Holzkörper mit Libriformstreifen. Mark pflegt den Befestigungswurzeln zu fehlen. Die Ernährungswurzeln dagegen zeigen in der Regel keinerlei mechanische Elemente und besitzen stets ein mehr oder weniger großes Mark. Der Durchmesser ihres Centralcylinders ist meist geringer wie bei den Befestigungswurzeln gleichen Durchmessers.

Die Befestigungswurzeln zeigen folgende Typen:

- Typus 1. Großer, centraler, strahliger Holzkörper: *Valeriana*, *Mentha*.
 „ 2. Centraler Libriformstrang von relativ geringer Mächtigkeit: *Arnica*.
 „ 3. Derber, centraler Libriformstrang (bisweilen Sclereiden in der Rinde): *Aconitum japonic.*, *Digitalis*.
 „ 4. Centraler Gefäßstrang, kein Libriform: *Acon.* *Napellus*, *Ranunc. acer*.
 „ 5. Strahliger lockerer Holzkörper mit isolierten Libriformbündeln: *Imperatoria Ostruth*.
 „ 6. Centraler Libriformstrang und periphere Libriformbündel: *Artemisia vulg.*

Die Befestigungswurzeln besitzen alle den typischen Bau zugfester Organe, die Ernährungswurzeln nicht.

Die beigegebenen Abbildungen 1—14 sind nach mit Phloroglucinsalzsäure behandelten Schnitten von Herrn Neuber photographiert worden.

Ätherkulturen von *Spirogyra*.

Von J. J. Gerassimow.

Experimente der Kultur von *Spirogyra* in Ätherlösungen sind von Nathansohn¹⁾ und auch von mir gemacht worden²⁾.

Nathansohn kultivierte gewöhnliche, aus einkernigen Zellen bestehende Fäden von *Spirogyra orbicularis* Hass. und von einer unbestimmten Art dieser Alge in $\frac{1}{2}$ —1 proz. wässrigen Ätherlösungen. Die Dauer der Kultur war eine verschiedene und belief sich bis auf drei Wochen.

Der Zweck der Versuche Nathansohns war eigentlich, den Einfluss des Äthers auf den Teilungsprozess des Kerns zu untersuchen, doch richtete dieser Verfasser seine Aufmerksamkeit auch auf den allgemeinen Einfluss des Äthers auf die Zelle; er konstatierte das äußerst interessante Faktum der Auftreibung, d. h. der Dickenvergrößerung der Zellen in den Ätherkulturen und auch die Bildung von kernlosen Kammern in den Fäden in mehreren Fällen. „Eine Eigentümlichkeit der Ätherkulturen gestattet es, das Schicksal der einzelnen Zellen bequem und mit Sicherheit zu verfolgen. Diese besteht darin, daß die Zellen eine eigenartige tonnenförmige Gestalt annehmen. Oft tritt dies schon nach 24stündigem Aufenthalt im Ätherwasser ein, und die Fäden weisen dann ein perlschnurartiges Aussehen auf (Fig. 5 Taf. II). Nun wachsen die so gestalteten Zellen in die Länge und werden durch die neu auftretenden Teilungswände in einzelne Abschnitte zerlegt. Da diese neugebildeten Wände aber viel zarter sind als die unter normalen Bedingungen angelegten, tritt an ihren Ansatzstellen keine Einschnürung ein, und die Grenzen der ursprünglichen Zelle sind durch die beiden Enden der tönchenförmigen Zellreihen gekennzeichnet. Dauert die Zellteilung längere Zeit an, so kann man derartige Reihen, die bis 16 Zellen aufweisen, beobachten, die dann in der Mitte meist eine leichte Einbuchtung zeigen

1) A. Nathansohn, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrbücher f. wiss. Botanik, XXXV. Bd., 1. Heft. Leipzig 1900.

2) Die Untersuchung des Einflusses auf den Organismus seitens eines solchen Agens, dessen Einwirkung der Organismus bei normalen Bedingungen nicht unterworfen ist, bietet ein großes Interesse dar. Bei einer solchen Untersuchung können irgendwelche neue Seiten oder neue Details der Lebenserscheinungen an den Tag treten.

zu $\frac{3}{4}$ mit Ätherwasser angefüllt; in dieses Wasser wurden die zu untersuchenden Fäden gebracht und dem zerstreuten Tageslicht ausgesetzt.

Die Konzentration der Ätherlösung betrug von $\frac{1}{4}\%$ bis $\frac{1}{2}\%$. Der Konzentrationsgrad wurde nach dem Volumenverhältnis zwischen dem Wasser und dem Äther bestimmt. Bei der Zubereitung der Lösungen wurde zu einer nach dem Volumen bestimmten Quantität von Bachwasser, in welchem Kohlensäure gelöst war, eine nach dem Volumen bestimmte Quantität von Äther hinzugefügt und die Flüssigkeit in einem geschlossenen Gefäß sorgfältig durchschüttelt.

Nach jeder Sichtung wurde der der Untersuchung unterworfenen Faden in eine neue Büchse mit neuem Ätherwasser von voriger Konzentration gebracht.

Die Dauer der Kultur war eine verschiedene; sie betrug von 3 bis 26 Tage.

Obgleich meine Untersuchungen den Charakter einer vorläufigen Kundschaft trugen und verhältnismäßig nicht zahlreich waren, haben sich dennoch die wesentlichsten Tatsachen genügend aufgeklärt.

Gewöhnliche einkernige Zellen.

(Tab. I, II, IV—VII.)

Ich hatte die Möglichkeit, in den Ätherkulturen dieselbe Erscheinung wie auch Nathansohn, nämlich die Auftreibung, d. h. das Dickenwachstum der gewöhnlichen einkernigen Zellen, infolgedessen die Zellen eine Tonnenform erwerben, zu konstatieren.¹⁾ Bei den gewöhnlichen Bedingungen findet solches nicht statt. Man muß übrigens bemerken, daß die genannte Erscheinung der Auftreibung nicht in allen Fällen stattfindet. Wodurch dieser Unterschied zwischen den Fäden bedingt wird, ist unaufgeklärt geblieben. Vielleicht haben eine Bedeutung Unterschiede in der Dicke der Membran und des Grades ihrer Dehnbarkeit, sowie irgend welche Unterschiede in anderen Bestandteilen der Zellen, außerdem auch die Dauer und Intensität der Einwirkung des Äthers selbst.

Die Fäden aus verschiedenen Kulturen bieten überhaupt manchmal ziemlich bedeutende Unterschiede untereinander dar. In einigen Fäden haben die Zellen ein frisches, gesundes Aussehen und sind

1) Dieselbe Erscheinung beobachtete ich auch in den Ätherkulturen der *Zygnema*. Dicke der gewöhnlichen einkernigen Zellen:

15. Juli, vor der Ätherkultur	38,8 μ — 41,2 μ
22. Juli, nach „	„	42,1 μ — 46,2 μ .

In den längeren Zellen mit verspäteter Teilung erweisen sich die Chlorophyllbänder um die Kerne herum stärker entwickelt als an den Enden. Manchmal bemerkt man in den zweikernigen Zellen eine gewisse Zusammenschiebung der Chlorophyllbänder um jeden Kern herum.

Die relative Intensität des allgemeinen Wachstums der Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse im Vergleich mit den anderen Zellen des Fadens wurde nicht bestimmt.

Kernlose Zellen.

(Tab. III—V.)

Die Eigentümlichkeiten der Existenz der kernlosen Zellen in den Ätherkulturen sind die nämlichen wie bei den gewöhnlichen Bedingungen ¹⁾.

Es findet ein unzweifelhaftes Längenwachstum, d. h. eine Volumenvergrößerung statt. Beide Querscheidewände bleiben dabei nicht flach, sondern sie krümmen sich, gewöhnlich anfänglich nach der Seite der Nachbarzellen, am Ende der Existenz der kernlosen Zellen aber — in die umgekehrte Seite.

Besonders merkwürdig ist, daß eine solche Auftreibung, d. h. ein solches Dickenwachstum, wie in den kernhaltigen Zellen, in den kernlosen Zellen kein einziges Mal beobachtet worden ist.

In einigen Fällen behalten die Chlorophyllbänder die regelmäßige Anordnung bei, in anderen Fällen ist diese Regelmäßigkeit mehr oder weniger stark gestört. Die Umrisse der Bänder vereinfachen sich, die Färbung wird schwächer. Um die Pyrenoide herum und zwischen denselben geht eine mehr oder weniger starke Anhäufung von Stärke vor sich.

Die Zellhaut der kernlosen Zellen verdünnt sich mit dem Lauf der Zeit sichtbar und es ist, als ob sie zugrunde gehe; die Gallertscheide wird schwächer lichtbrechend, weniger scharf ausgedrückt.

Schließlich sterben die kernlosen Zellen ab. Beim Absterben fällt der Turgor, die Zellen verkürzen sich, ihr Volumen wird kleiner.

Kernlose Kammern.

(Tab. III, IV, VI, VII.)

In den kernlosen Kammern bemerkt man auch in den Ätherkulturen dieselben Unterschiede, welche bei den gewöhnlichen Bedingungen wahrgenommen werden ¹⁾.

¹⁾ J. J. Gerassimow, Zur Physiologie der Zelle.

vorliegender Untersuchung kann man denken, daß auch in allen diesen Fällen die wesentliche Seite und das unmittelbare Resultat der Wirkung des Äthers in der Stimulierung der Zellkerne besteht. Als Folge aber dieser Stimulierung erscheint schon eine Verstärkung der allgemeinen Lebenstätigkeit der diese Kerne enthaltenden Zellen.

Moskau, Laboratorium des botanischen Universitätsgartens.
September 1904.

Erklärung zu den Zahlentabellen.

1. Tab. I.

Die angezeigte GröÙe der Dicken der Zellen bedeutet die Dicke derselben in der Mitte, in der Kernregion. Wenn die Zelle in die Dicke wächst, so ist ihre Dicke an den Enden eine andere als in der Mitte.

2. Tab. II.

Die vertikalen Linien bezeichnen die Querscheidewände zwischen den Zellen.

Die in den horizontalen Reihen zwischen den vertikalen Linien stehenden Zahlen zeigen die Dicke jeder in der Mitte gemessenen Zelle in derjenigen Ordnung, in welcher die Zellen im Faden gelagert sind.

Die unter den vertikalen Linien stehenden Zahlen bedeuten die GröÙe des Diameters der Querscheidewände.

3. Tab. III—VII.

Die horizontalen Zahlenreihen zeigen die GröÙen der Zellenlängen oder der Zellendicken in derjenigen Ordnung, in welcher die Zellen im Faden liegen.

rend Reife und Ruhe.) D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 6. Række, naturw. og math. Abdeling, VIII, 5, pag. 275—394, 1897.

W. Johannsen, Das Ätherverfahren beim Frühreiben. Jena 1900.

N. W. Morkowin, Einfluß der anästhesierenden und giftigen Stoffe auf die Atmung der höheren Pflanzen. Warschau 1901. (Russisch.)

K. Puriewitsch, Zur Frage über die Anhäufung und Lösung der Stärke in der Pflanzenzelle. Denkschriften der Kiew'schen Gesellschaft der Naturforscher, Bd. 16. (Russisch.)

C. O. Townsend, The correlation of growth under the influence of injuries. Ann. of Bot. XI, 1897, pag. 509—532.

W. Zaleski, Bedingungen der Bildung der Eiweißstoffe in den Pflanzen. Charkow 1900. (Russisch.)

— — Zur Frage über den Einfluß der Reize auf die Atmung der Pflanzen. Denkschriften des Nowo-Alexandroff'schen Instituts der Landwirtschaft und der Waldzucht. Bd. XV, Lieferung 2, Warschau 1902. (Russisch.)

Die vertikalen Linien bezeichnen die Querscheidewände und die Grenzen zwischen den Zellen und Kammern.

Für die kernlosen Zellen sind zwei Längengrößen angezeigt: 1. die erste ist die Länge des cylindrischen Teils der Zelle längs der lateralen Oberfläche, 2. die zweite (in Klammern) ist die Länge der Zelle in der Achse, d. h. die erste Länge \pm die Summe der Höhen der beiden finalen Auftreibungen.

Das an der Stelle einer Zelle gestellte Zeichen \times bedeutet, daß die gegebene Zelle schon abgestorben ist.

In den Tabellen des Dickenwachstums bedeuten die unter den vertikalen Linien stehenden Zahlen die Größe des Diameters der Querscheidewände.

In denjenigen Fällen, wo für die Zelle nur eine Dimension der Dicke angezeigt ist, zeigt diese Dimension stets die Dicke der Zelle in der Mitte, um die Kerne. In den aufgetriebenen Zellen ist an den Enden die Dicke eine andere.

Die Längendifferenz zwischen den kernlosen Zellen (oder Kammern) und ihren Schwesterzellen (oder Kammern) während der ersten Messung erweist sich in verschiedenen Tabellen als verschieden. Dieses erklärt sich dadurch, daß der Zeitraum zwischen der Bildung der gegebenen Zellenpaare (oder Kammernpaare) nach dem Experiment und der ersten Messung ein verschiedener gewesen ist. Es versteht sich, daß je schneller nach der Beendigung des Experiments die erste Messung vollbracht worden war, um so geringer die Differenz zwischen den Größen beider Schwesterzellen sein muß.

(Alle Messungen wurden vermitteltst Hartnacks Okularmikrometers ausgeführt.)

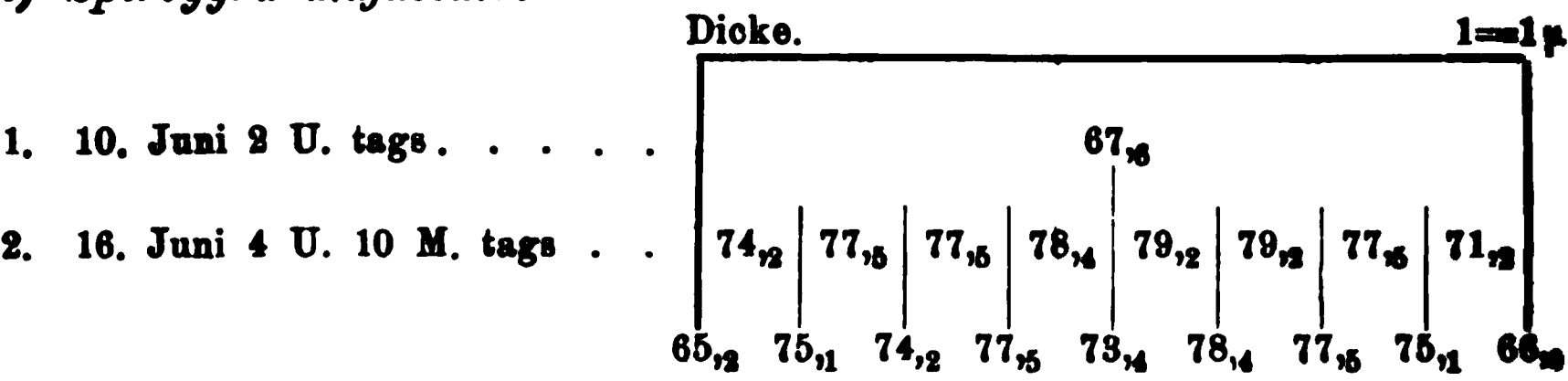
Tabelle I.

Spirogyra majuscula, *Sp. crassa*, *Sp. species?*

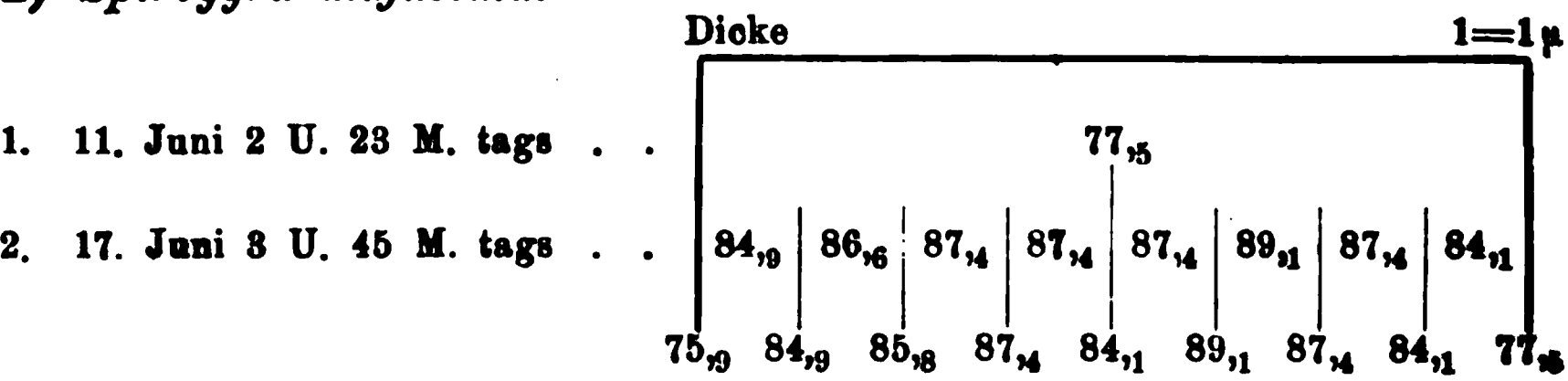
Tabelle II.

Beispiele des Dickenwachstums der gewöhnlichen einkernigen Zellen in Ätherkulturen.

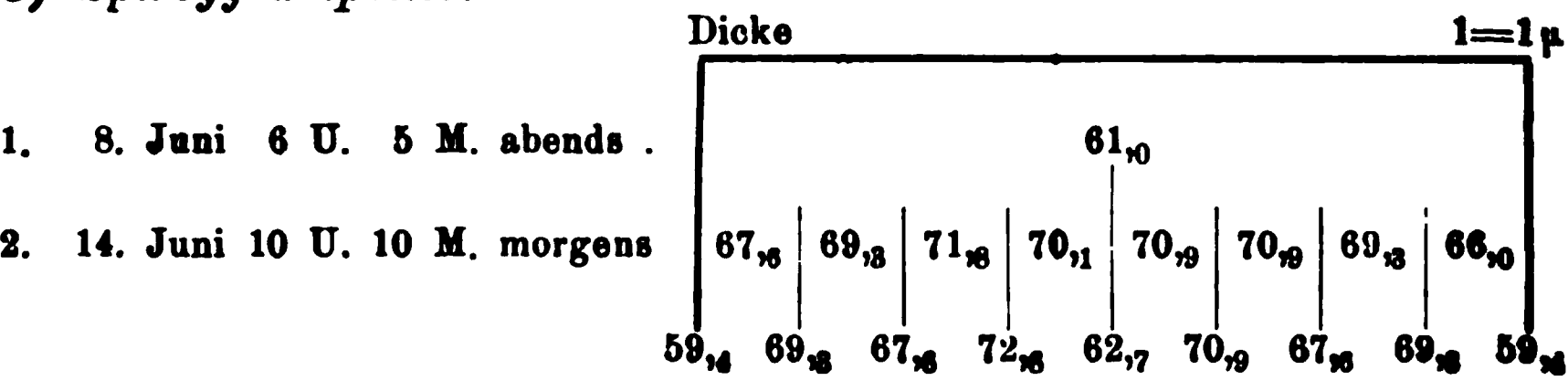
1) *Spirogyra majuscula*.



2) *Spirogyra majuscula*.



3) *Spirogyra species?*



1896. a kernlose Zelle.

L. e t k l 1=1 μ

1. 10. Juli 4 U. 10 M. tags . . .	74,2	74,2 (80,0)	...	70,9	70,9 (78,8)
2. 15. Juli 6 U. 40 M. abends . . .	95,7 94,0 90,7 90,7	81,7 (98,2)	...	90,7 90,7 165,0	79,2 (102,8)

D. e	k	1=1 μ
1. 75,9	...	76,7
2. 90,7 95,7 96,2 94,0	...	92,4 94,9 90,7
75,9 94,0 90,7 94,0 75,9	76,7 94,0 87,4	75,9

e, k zweikernige Zellen.
t, l kernlose "

16) Spirogyra majuscula.
1896.

L. E Z 1=1 μ D. E 1=1 μ	
1. 10. Juli 4 U. 20 M. tags . . .	71,8 67,8
2. 15. Juli 7 U. abends	87,4 82,5 82,5 82,5 74,2 (99,0)

E zweikernige.
Z anfangs kernlose Kammer, später kernlose Zelle.

17) Spirogyra crassa.
1897.

L. A B 1=1 μ D. B 1=1 μ	
1. 16. März 12 U. 45 M. tags . . .	139,4 (158,4) 186,4
2. 25. März 2 U. 10 M. " . . .	145,2 (169,9) 166,8 161,7 176,5 182,8
3. 31. März 10 U. 50 M. morgens . . .	148,5 (148,5) 201,8 178,2 174,9 155,1 161,7 158,4 173,2 171,8

1896. rogyra m
11. Juni 2
17. Juni 3

1896. rogyra sz
8. Juni 6
14. Juni 16

ti

ia

1

6,0	70,1	67
-----	------	----

1=1 μ													
77,5						75,9							
57,7	61,0	57,7	56,1	59,4	62,7	56,1	57,7	54,4	57,7	62,7	57,7	57,7	68,5

th

re

1
,

4,2	68,5	6
-----	------	---

Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen.

Von Carl Mez, Halle.

Unter Erfrieren einer Pflanze sei der Tod des Protoplasmas verstanden, welcher eintritt, wenn die Innentemperatur unter ein Minimum sinkt. Dies Minimum ist nicht nur für jede Pflanze, sondern auch für ihre verschiedenen Organe und Entwicklungszustände ein spezifisches und verschiedenes.

Die von Pictet¹⁾ nachgewiesene Tatsache, daß Rotatorien zwar die Temperatur von -60° ²⁾ aushalten, bei weiterer Abkühlung aber sterben; in gleicher Weise die Resultate der Untersuchungen von C. de Candolle³⁾, daß die Samen von *Avena*, *Triticum* etc. -57° aushielten, während diejenigen von *Lobelia Erinus* unter gleichen Umständen ihre Keimkraft verloren hatten, stellen zahlenmäßig derartige Minima dar. Im allgemeinen ist jedem Laien bekannt, daß im Garten die einen Pflanzen im Winter erfrieren, die anderen dagegen selbst sehr tiefe Frostgrade leicht ertragen.

H. Müller-Thurgau⁴⁾ und ebenso Molisch⁵⁾ haben neuerdings versucht, die vielfachen Erscheinungen des Erfrierens der Pflanzen auf ein einfaches Schema zurückzuführen, derart, daß sie im Erfrierungstod wesentlich einen Austrocknungstod sehen⁶⁾. Sie gehen von der bekannten Erfahrung aus, daß beim Gefrieren gequollener Colloide das Wasser rein (für sich) auskristallisiert, so daß getrennt nebeneinander (meist in netzartiger Anordnung) Wasser und stark ausgetrocknetes Colloid erstarren. Ohne Zweifel muß auch beim Erstarren des colloidalen Protoplasten eine derartige Trennung von Wasser (Zellsaft) und Plasma unter Austrocknen des letzteren stattfinden. Experimentelle Untersuchungen von Spezialfällen, nämlich einerseits des Gefrierens der gegen Kälte sehr wenig widerstandsfähigen Kar-

1) Pictet in Arch. sc. phys. nat. Genève 3. sér. XXX (1893) pag. 311.

2) Alle Temperaturangaben der vorliegenden Arbeit sind in Centigraden gemacht.

3) C. de Candolle l. c. XXXIII (1895) pag. 504.

4) H. Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrb. XV (1886) pag. 534—536.

5) H. Molisch, Unters. über d. Erfrieren der Pflanzen (Jena 1897).

6) H. Müller-Thurgau, schon l. c. IX (1880) pag. 162; Molisch l. c. pag. 73.

toffel, anderseits insbesondere des Gefrierens submerser Wassergewächse (verschiedener Algen) haben die genannten Forscher dazu geführt, allgemein Erfrierungstod und Austrocknungstod als identisch anzusehen.

Mit Recht hat Pfeffer¹⁾ darauf hingewiesen, daß dieser Schluss genau ebenso einseitig sei, wie die Annahme, daß die Tötung durch Hitze stets durch das Gerinnen des Eiweißes bewirkt werde. Trotzdem hat Pfeffer²⁾ nicht völlig H. Müllers und Molischs Anschauungsweise verworfen: wir finden bei ihm sowohl den Satz, daß durch weitgehende Wasserentziehung die Widerstandsfähigkeit der Protoplasten gesteigert werde³⁾, wie die gegenteilige Ansicht, daß der Tod der gefrorenen Pflanzen durch eine weitere Erniedrigung der Temperatur ganz oder zum Teil auf einer gesteigerten Wasserentziehung beruhe⁴⁾.

Darüber, daß die Versuche H. Müllers-Thurgau nicht beweisend sind, wird unten gehandelt werden; der Eistod der Kartoffel sowie der von Molisch untersuchten Wasserpflanzen und der Staubfadenhaare von *Tradescantia* kann nicht als Erfrierungstod angesehen werden. Die von Molisch (dessen Experimente an sich durchaus richtig sind) untersuchten Objekte halten in Öl [wie Molisch⁵⁾ selbst beobachtet hat] und ebenso nach meiner Erfahrung auch in unterkühltem Wasser mit Leichtigkeit Temperaturen aus, welche tief unter der Eisbildungstemperatur liegen.

Da der Kältetod das Absterben ist, welches beim Überschreiten des jeweiligen Minimums eintritt; da die fraglichen Objekte noch (teilweise tief) unter der Gefriertemperatur am Leben erhalten werden können, tritt in den von Molisch für die Begründung der Müllerschen Erfrierungstheorie verwendeten Fällen mit der Eisbildung nicht der Erfrierungs-, sondern der typische Austrocknungstod ein. Dies kann nicht verwundern, wenn man bedenkt, daß ungeschützte Wasserpflanzen und Organe von der Art der genannten Staubfadenhaare ihren ganzen Lebensbedingungen nach in allererster Linie durch Austrocknung, nicht aber durch Erfrieren gefährdet sind.

Wesentlich anders werden sich die nicht ständig von dem mit

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, ed. 2, II (1904) pag. 315, Anm.

2) Pfeffer l. c. pag. 299, 309 und besonders 323, Anm.

3) Pfeffer l. c. pag. 303.

4) Pfeffer l. c. pag. 323, Anm.

5) Molisch l. c. pag. 25.

hoher spezifischer Wärme versehenen Wasser umgebenen oder an ein Klima mit Eisbildung gewöhnten¹⁾ Landpflanzen verhalten.

Bei diesen liegen die durch das jeweilige spezifische Minimum bedingten Erfrierungsverhältnisse in viel klarerer Weise vor: während manche megatherme Pflanzen über 0° erfrieren²⁾, halten selbst saftreiche Organe resistenterer Arten, insbesondere derjenigen gemäßigter und kalter Klimate, Eisbildung in ihren Geweben ohne Schaden aus (diese Pflanzen bezeichne ich als eisbeständige) und erfrieren erst, wenn die steif durchgefrorenen Teile weiter, unter das spezifische Minimum herab, abgekühlt werden³⁾. Weder bei trockenen Samen noch bei ausgedörrten Kryptogamen ist eine Eisbildung in dem Sinn denkbar, wie sie bei zellsaftreichen und turgescenten Geweben sich überall bei genügender Abkühlung einstellt⁴⁾.

Am klarsten führen dementsprechend Untersuchungen über spezifische Minima zellsaftfreier Samen oder nur mit absorbierter Flüssigkeit versehener Organe zum Ziel. Die oben angeführten Daten über spezifische Minima betreffen derartige Objekte.

Zugleich lehrten alle bisher angestellten Untersuchungen⁵⁾ über das Erfrieren zellsaftfreier oder zellsaftarmer Organe im Vergleich mit Teilen derselben Pflanzen, welche reich mit Zellsaft versehen sind, daß mit der Menge des Zellsaftes das spezifische Minimum steigt, der Kältetod also bei höherer Temperatur eintritt.

Mit dem Wasserverlust wird die Resistenz gegen alle Agentien gesteigert⁶⁾. Zwar werden, entsprechend den bestehenden spezifischen Minima und entsprechend den ökologischen Anpassungen, im allgemeinen Samen wärmerer Klimate bei gleichem Wassergehalt weniger widerstandsfähig gegen Kälte sein als solche kälterer Gegenden⁷⁾; aber bei der gleichen Spezies ist die Resistenz der trockenen Samen

1) Das Problem der „Gewöhnung“ an härteres Klima fasse ich in dem von H. Müller-Thurgau [l. c. XV (1886) pag. 538 ff.] präzierten Sinn, daß durch Erfrieren der weniger beständigen Exemplare eine natürliche Auslese der frostbeständigeren erfolgt.

2) Beispiele bei Goeppert, Die Wärmeentwicklung in der Pflanze (Breslau 1890) pag. 43; Sachs in Landwirtsch. Versuchsstat. II (1860) pag. 194, 195 und besonders mit Berücksichtigung aller Störungen durchgeführte Versuche bei Molisch l. c. pag. 55—65.

3) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 297, 299.

4) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 297, 315.

5) Vgl. z. B. Goeppert l. c. pag. 45—57, besonders pag. 55.

6) Pfeffer l. c. pag. 315, Anm.

7) Vgl. z. B. Goeppert l. c. pag. 64.

Frage; er gibt an, dass in 100 g gefrorener Apfelsubstanz bei $-4,5^{\circ} = 63,8\%$ Eis, bei $-8^{\circ} = 72,4\%$, bei $-15,2^{\circ}$ aber $= 79,3\%$ Eis enthalten gewesen seien. Unter dem Eindruck dieser Zahlen bemerkt Pfeffer¹⁾, dass danach die Eisbildung bei -30° eine sehr ansehnliche sein müsse.

H. Müllers Berechnungen, welche zu den geschilderten Versuchsergebnissen führen, sind aber keineswegs einwandfrei: Zunächst wird von ihm die Schmelzwärme von Eis und von im Wasser gelöst gewesenen, auskristallisierten Salzen identisch gesetzt, was unrichtig ist und „da eine verhältnismässig kleine Differenz im Eisgehalt schon einen ziemlich grossen Unterschied im Wärmeverbrauch bedingt“, zu wesentlich von der Wirklichkeit abweichenden Ergebnissen führen muss. Ferner ist die Versuchsanordnung, wonach das zur Bestimmung des im Untersuchungsobjekt vorhandenen Wärmequantums verwendete Wasser sehr erheblich über die Temperatur der Umgebung erwärmt und in die kältere Isolation eingesetzt wird, durchaus zu beanstanden. In einem guten Isolator sind auf sehr geringe Distanzen grosse Wärmedifferenzen vorhanden: dem Schluss „die an das Glas angrenzende Watte wurde zwar anfangs erwärmt, musste aber später die aufgenommene Wärme wieder an das Wasser abtreten“ darf bei Ausführung physikalischer Messungen nicht beigegeben werden. Auf andere Einwände (z. B. Ungenauigkeit der Messung der Innentemperatur in einem grossen, mit dem Korkbohrer hergestellten und nach oben nicht verschlossenen Loch mit einem dem Gewebe nicht einmal anliegenden Quecksilberthermometer etc.) sei hier nicht eingegangen.

Der Weg zu zuverlässigen Resultaten ist bereits von H. Müller-Thurgau²⁾ selbst gezeigt worden: nicht annähernd, sondern mit absoluter Genauigkeit lässt sich aus dem Temperaturgang im Innern der gefrierenden Gewebe der Verlauf der Eisbildung ermitteln.

Für die Eisbildung im Innern von Pflanzenorganen kommt es auf den Zellsaft an. Dieser stellt eine Lösung verschiedener Elektrolyte und Nichtleiter in Wasser dar; sein Verhalten beim Gefrieren wird durch chemisch-physikalische Gesetze bestimmt:

Jede Lösung einer Substanz in Wasser muss unter den Gefrierpunkt des Wassers abgekühlt werden, bevor sich Eis ausscheidet. Für verdünnte Lösungen, wie sie unter normalen Umständen den

1) Pfeffer l. c. pag. 299.

2) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 147—150 und XV (1886) pag. 473; vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 312.

Wird die Temperaturkurve eines in Kältemischung gebrachten zellsaftreichen Pflanzenteils gezeichnet, so verläuft diese, wieder angenommen, daß Unterkühlung vermieden wird, im einfachsten Fall in folgender Weise:

In fast geradlinigem Abfall sinkt die Temperatur bis zum Gefrierpunkt. Dann geht die Linie horizontal weiter, bis alles überschüssige Wasser erstarrt ist und nur noch das eutektische Gemisch der Lösung vorliegt; dann erfolgt ein kurzer Temperaturabfall zur Temperatur des eutektischen Gemisches, darauf, so lang letzteres erstarrt, wieder ein horizontaler Verlauf und endlich ein jäher, geradliniger Temperaturabfall, dadurch bedingt, daß nun keine Kristallisationswärme mehr frei wird.

Wird die verschiedene Wärmeleitungsfähigkeit der Lösungen resp. Gewebe in nicht erstarrtem und erstarrtem Zustand vernachlässigt und zugleich die Außentemperatur gleich absolut Null gesetzt, so muß die Neigung der Abfallslinien vor und nach der Erstarrung (also der Winkel, welchen dieselben in der graphischen Darstellung mit der Abscisse bilden) die gleiche sein.

Diese beiden Bedingungen sind in Wirklichkeit beim Gefrieren saftreicher Pflanzenorgane nicht erfüllt. Es wird unten gezeigt werden, daß die Fähigkeit der Wärmeleitung in dem Moment um mehr als das Doppelte abnimmt, in welchem Eisbildung in den Geweben auftritt; auch macht sich bei den für das Arbeiten praktischen Kältemischungstemperaturen (-10° bis -25°) die wechselnde Wärmedifferenz von Objekt und Kältegemisch (Außentemperatur) über und unter den Erstarrungstemperaturen, wenigstens für genaue Messungen, stets sehr deutlich bemerkbar. Trotzdem kann beim Verfolgen des Temperaturverlaufs im Innern eines gefrierenden saftreichen Pflanzenteils niemals ein Zweifel obwalten, wann die Erzeugung von Kristallisationswärme aufhört, der Zellsaft also so vollständig wie möglich gefroren ist.

Ein Ergebnis meiner gleich des näheren zu besprechenden Versuche ist, daß der die Beendigung der Kristallisation anzeigende Temperaturabfall bei keinem geprüften Objekt unter -6° lag; aller erstarrungsfähige (nicht adsorbierte) Zellsaft erstarrt zwischen 0 und -6° ; tiefere Außentemperaturen können bei beliebig langer Einwirkung kein größeres Quantum von Zellsaft zum Gefrieren bringen als eine Temperatur von -6° dies bei genügend langer Einwirkung tut. Dem entsprechend tritt bei -30° keine stärkere Austrocknung der Proto-

konnte eine Isolation des abzukühlenden Objekts erreicht werden, welche ein so langsames Sinken der Innentemperatur gewährleistete, daß alle Ablesungen mit Bequemlichkeit vorgenommen werden konnten.

Die Genauigkeit der Messungen beträgt bei Einschaltung des inneren Widerstandes des Galvanometers über $\frac{1}{100}^0$, bei Ausschaltung desselben ungefähr $\frac{1}{1000}^0$.

Rascheres Sinken der Innentemperatur und damit für mehrere Versuchsanordnungen wertvolle Abkürzung der Versuchsdauer konnte leicht dadurch erzielt werden, daß die Watteumhüllung des Objektzylinders durch Wasser ersetzt oder samt dem äußeren Glas beseitigt, also in letzterem Fall der Objektzylinder direkt in das Kältegemisch eingehängt wurde.

Die Versuche wurden mit einer grossen Anzahl saftreicher parenchymatischer Pflanzenteile, nämlich zunächst mit Blattstielen von *Helleborus viridis*, *Saxifraga cordifolia*, *Zantedeschia aethiopica*, *Strelitzia augusta*, Blättern von mehreren *Sempervivum*-Arten, Sprossgliedern von *Opuntia missouriensis*, *O. ficus-indica*, *Rhipsalis cassytha*, Stammteilen von *Asparagus officinalis*, *Begonia metallica*, *Peperomia incana*, Knollen von *Solanum tuberosum* ausgeführt. Bald ergab sich, daß die in reichster Menge zur Verfügung stehende *Impatiens parviflora* ein vorzügliches Objekt für die Arbeit sei; an den unteren Knoten der Stengel dieser Pflanze hauptsächlich wurden die Resultate der vorliegenden Arbeit gewonnen.

Die Temperaturablesungen auf der Skala wurden, wenn dies bei langsamem Abfall der Temperaturkurven möglich war, mit der Lupe, andernfalls mit bloßem Auge vorgenommen; Korrekturen der Ablesungen wurden, soweit dies nach den Regeln physikalischer Beobachtung zulässig war, nach der graphischen Darstellung der Kurven gemacht. Die Zeitablesung erfolgte von einer mit springendem, arretierbarem Sekundenzeiger versehenen Taschenuhr.

Bei meinen Versuchen hatte ich zunächst die Absicht, mit Hilfe der genauen thermo-elektrischen Messung die von H. Müller-Thurgau¹⁾ gelegentlich gegebenen gegenseitigen Verhältnisse von Überkältungspunkt [„kritischem Punkt“ Bachmetjew²⁾] und Gefrierpunkt saftreicher Pflanzenteile nachzuprüfen. Denn es müßte

1) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 490.

2) Bachmetjew in Kranchers entomol. Jahrb. VIII (1899) pag. 127.
Flora 1905.

Dabei sind, wenigstens was den ausgepressten und durch Filtration und Aufkochen völlig gereinigten Zellsaft von *Impatiens parviflora* betrifft, nach meinen Beobachtungen zwei Labilitätszonen vorhanden: die eine liegt bei und wenig unterhalb des Schmelzpunktes (Gefrierpunktes) der Flüssigkeit, die andere nach dem äußersten Unterkühlungspunkt (kritischen Punkt) der Flüssigkeit zu. Diese Labilitätszonen manifestieren sich in der Weise, daß es in den bezeichneten Kurvenstrecken nur sehr geringer Störungen (Unterbrechung der Kontinuität der Flüssigkeit durch feste Verunreinigungen, Erschütterung) bedarf, um die Kristallisation einzuleiten, während in der gleichfalls zwischen Schmelzpunkt und extremstem Unterkühlungspunkt (um die Mitte der Kurvenstrecke herum) gelegenen Zwischenstrecke selbst starke Erschütterungen selten die Kristallisation einzuleiten vermögen.

Diese Erscheinung, welche vielleicht allgemeinere Giltigkeit hat, die ich aber nur an wenigen Objekten verfolgte, ist am leichtesten (wenn auch nicht am genauesten) bei Messung der Innentemperatur mit dem Quecksilberthermometer zu beobachten. Hat man das Gefäß des Thermometers in einen Knoten des Stengels von *Impatiens parviflora* eingebracht, so können Stöße auf das System durch Bewegen des Thermometers leicht ausgeführt werden. Dieselben haben am häufigsten innerhalb der oben bezeichneten Labilitätszonen den Erfolg, daß Kristallisation eintritt, welche durch Steigen (oder am Schmelzpunkt durch Stehenbleiben) der Quecksilbersäule sich anzeigt. Gleichfalls ist das Vorhandensein der Labilitätszonen daraus zu erschließen, daß bei Ausarbeitung einer großen Zahl von Abkühlungskurven des gleichen Objekts sich stets zwei Gruppen ergeben: solche, die bei *Impatiens parviflora* zwischen -9 und -37 Galvanometer-teilstreichen der von mir benützten Thermonadel ($= -0,72^{\circ}$ bis $-2,90^{\circ}$) und solche, die zwischen -63 und -102 Teilstreichen ($= -5,01^{\circ}$ bis $-8,17^{\circ}$) den Übergang zum horizontalen Verlauf (letztere stets unter Einschaltung des plötzlichen Anstiegs der Kurve) aufweisen, während Zwischenkurven wesentlich seltener vorkommen.

Die erstbezeichnete Gruppe von Kurven stellt die Temperaturgänge bei vermiedener oder geringer Unterkühlung, die andere diejenigen bei starker Unterkühlung des Zellsafts im Objekt dar.

Hier sei auf einige unrichtige und zugleich für die Theorie des Erfrierens saftreicher, aber Eisbildung im Innern ertragender Pflanzen wichtige Angaben hingewiesen.

Zunächst kann keine Rede davon sein, daß praktisch der Unterkühlungspunkt des Zellsafts bei pflanzlichen Organen ein fester Punkt

durch Versuchsreihen kann festgestellt werden, welches die untere Grenze der kritischen Punkte erfahrungsgemäß ist. Hier wirken einerseits (wie unten auszuführen sein wird) ganz bestimmte Agentien auf Kernbildung und Kristallisation innerhalb der oberen Labilitätszone (dicht unter dem Schmelzpunkt des Zellsafts) hin; andererseits ist in der unteren Labilitätszone die Menge der störenden Zufälligkeiten, welche nur schwer sich beim Experiment ausschalten lassen und in der Natur stets vorhanden sind (Windbewegung, Schalleinwirkungen etc.) eine so große, daß die theoretisch vorhandene Stabilität des extremsten Unterkühlungspunktes völlig schwindet.

Ferner sei darauf hingewiesen, daß die Annahme, jede Pflanze müsse unterkühlt werden, um zu gefrieren, ein für die Theorie des Erfrierens saftreicher und zugleich eisbeständiger Pflanzen bedenklicher Irrtum ist.

Müller-Thurgau hatte bei seinen diesbezüglichen mannigfachen Versuchen insbesondere die Unterkühlungserscheinungen im Auge und hat die nach seiner eigenen Angabe sehr häufig aufgetretenen Fälle, daß keine Unterkühlung eintrat, als Fehlversuche verworfen¹⁾. Nur so ist es erklärlich, daß er den Satz aufstellte²⁾, daß eine mehr oder minder ansehnliche Unterkühlung nötig sei, um in der Pflanze die Eisbildung einzuleiten.

Dieser Satz hat im allgemeinen nur für saftreiche parenchymatische Pflanzenteile ohne Interzellularräume Geltung. Soweit andere Pflanzenteile (Blätter etc.) in Frage kommen, tritt überhaupt keine oder nur eine relativ schwache Unterkühlung (innerhalb der oberen Labilitätszone) auf. Ob überhaupt die in Capillarräumen mögliche, tief unter die Unterkühlungsgrenze nicht in capillarer Spannung befindlicher Flüssigkeiten herabgehende³⁾ extremste Unterkühlung auch in homogenen Pflanzenteilen jemals erreicht wird, ist mir sehr zweifelhaft. Untersuchungen über diese Frage sind noch nicht zum Abschlusse gelangt.

Im Verlauf der Experimente wurde ich bei Verfolgung der Unterkühlungserscheinungen oft dadurch gestört, daß das Unterkühlungsphänomen nicht eintrat. Dies war insbesondere dann der Fall, wenn die Pflanzenteile nicht allseitig von Luft umgeben waren, son-

1) Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 474.

2) Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 459 und besonders pag. 486; vgl. auch Molisch l. c. pag. 67 und ebenso Pfeffer l. c. pag. 306 und etwas eingeschränkt pag. 297.

3) Vgl. Molisch l. c. pag. 18, 44; Pfeffer l. c. pag. 318.

wiederholtes Ausfrieren alles gelöste Gas entfernt und durch Aufbringen einer Ölschicht Neuaufnahme von Gas verhindert wird, hat man das Eintreten der Unterkühlung mit Sicherheit in der Hand.

Man wird in diesen Gasbläschen, welche bei Abkühlung der das Gas in gelöstem Zustand enthaltenden Flüssigkeit entstehen, nicht direkt die Kristallisationskerne sehen dürfen; wohl aber wirkt die infolge der Temperaturerniedrigung eintretende Abscheidung des Gases lokal (um jedes Bläschen herum) wärmebindend, schafft also kleinste tiefe Abkühlungspunkte, welche ihrerseits die Kernbildung behufs allgemeiner Kristallisation bewirken.

Diese Beobachtung, daß lufthaltiger Zellsaft nicht oder nicht tief unterkühlt werden kann, ist geeignet, eine ganze Anzahl von Beobachtungen an gefrorenen Pflanzen in Zusammenhang zu bringen und zu erklären.

Daß die dünne Wasserschicht, welche die Zellwände gegen die Interzellularräume hin überzieht, bei genügender Abkühlung zuerst gefrieren müsse, ist keineswegs so selbstverständlich, wie dies allgemein¹⁾ angenommen wird. Angesichts der bedeutenden Oberflächenspannung dieses Wasserhäutchens sollte man eher das Gegenteil vermuten. Wohl aber wird das der Erstarrung des Zellsafts weit vorausgehende Gefrieren der extracellularen Flüssigkeit dadurch erklärt, daß sie an die Luft angrenzt und deshalb die größte Gasmenge gelöst enthält.

Mit dem Gefrieren dieses extracellularen Wassers beginnt dann sowohl eine langsame Entwässerung der Protoplasten, wie die Anhäufung des Eises an Stellen, wo durch die Eisbildung keine allzu nachteiligen Zerreißen eintreten²⁾.

Gleichfalls durch den Gasreichtum der Flüssigkeit erklärt wird die zweite bevorzugte Stelle des ersten Auftretens des Eises, nämlich in den toten Tracheen der Holzkörper³⁾. Unterstützt wird die Eisbildung hier auch durch die allgemein anzunehmende Zuckerarmut des winterlichen Gefäßwassers⁴⁾.

Auch im Innern lebender zellsaftreicher Parenchymzellen pflegt das Gefrieren des Zellsaftes vom Auftreten von Gasblasen begleitet

1) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 136; Sachs in Ber. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. XII (1860) pag. 12; Pfeffer l. c. pag. 308.

2) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 307.

3) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 481.

4) Vergl. A. Fischer im Jahrb. f. wissensch. Bot. XXII (1891) pag. 84.

minimaler Temperatur abgekühlt werden, wenn das Gefrieren mit Unterkühlung eintritt, als wenn Unterkühlung verhindert wird.

Versuche, welche mit anderen, die Eisbildung in den Geweben aushaltenden Pflanzenteilen gemacht wurden, hatten das gleiche Resultat, welches eine neue Theorie des Erfrierens eisbeständiger Pflanzen darstellt:

Je früher die Eisbildung in saftreichen, eisbeständigen Pflanzenorganen eintritt, um so länger bewahren dieselben eine das Minimum übersteigende Innentemperatur.

Eine Anzahl von Beobachtungsreihen, welche dies beweisen, findet sich in den Zahlentabellen pag. 106 und 107.

Zur Interpretation dieser Zahlentabellen, welche ohne weiteres in Kurvenform gezeichnet werden können und dann die vorliegenden Verhältnisse wesentlich übersichtlicher zeigen, sei folgendes bemerkt:

Die spezifische Wärme von Ricinusöl ist geringer als die von Wasser; der Ausschlag zuungunsten der unterkühlten Probestücke ist deswegen in Wirklichkeit nicht ganz so groß, wie er nach den Zahlenreihen erscheinen könnte. Immerhin ist er, selbst nach Anbringung diesbezüglicher Korrekturen, noch so gewaltig, daß Zweifel über die für die Wärmebewahrung der unterkühlten Exemplare höchst ungünstige Wirkung der Unterkühlung nicht möglich sind. — Es wäre leicht, aus dem vorhandenen Beobachtungsmaterial auch Zahlenreihen vorzuführen, welche mit und ohne Unterkühlung in Luft gewonnen wurden; die hier gegebenen abzu drucken wurde vorgezogen, weil die experimentelle Nachprüfung der hier dargestellten Kurven leichter und sicherer sich ermöglicht.

Objekt a ist ohne jede Unterkühlung gefroren; der Temperaturverlauf im Innern geht von $+150$ bis -8 abwärts (wobei, wie die graphische Darstellung der Kurve zeigt, etwa bei $+20$ der Abfall langsamer wird); -8 wird nach $22'47''$ erreicht; darauf hält sich die Temperatur bis $36'0''$ auf -8 und fällt von $36'0''$ bis $48'0''$ (hier wurde der Versuch abgebrochen) bis -9 .

Objekt b ist mit schwacher Unterkühlung gefroren. Die Temperatur geht von $+150$ bis -28 abwärts, die untere Grenze wird nach $23'31''$ erreicht. Dann folgt ein kurzer horizontaler Verlauf der Kurve (äußerliches Gefrieren des Objekts) bis $24'30''$, darauf ein langsamer Anstieg bei weiter vorschreitendem Gefrieren, welcher seine Höhe mit -26 nach $25'52''$ erreicht. Auf dieser Höhe hält

Impatiens parviflora, gleiche Stengelstücke.
Aufsichttemperatur = $-14,5^{\circ}$.

—20	1,59	21,22	50	8,98	19,45 × 28,8	20,5 × 31,15	20,25 × 30,45
—21	1,67	21,87	51	4,06	28,20		31,9
—22	1,75	21,48	52	4,16	28,40	31,40	31,24
—23	1,83	22,4	53	4,25	29,0	31,55	31,43
—24	1,91	22,15	54	4,34	29,28	32,12	31,59
—25	1,98	22,32	55	4,37	29,50	20,55 × 32,85	21,15 × 32,20
—26	2,07	22,51 × 25,52—29,0	56	4,46	30,22	32,53	32,40
—27	2,15	23,12 × 25,2 × 47,0	57	4,55	30,48	33,9	33,5
—28	2,23	23,31—24,30	58	4,64	31,20	33,80	33,84
			59	4,73	31,48	33,48	34,5
			60	4,77	21,47 × 32,18	21,48 × 34,10	22,10 × 34,40
			61	4,86	32,45	34,35	35,19
			62	4,95	33,15	34,55	36,0
			63	5,01	33,45	35,23	36,54
			64	5,10	34,17	35,40	37,45
			65	5,17	22,45 × 34,58	22,42 × 35,58	23,8 × 38,27
			66	5,25		36,25	39,10
			67	5,35		36,58	39,32
			68	5,43		38,8	40,43
			69	5,52			41,15
			70	5,57	22,42	23,39	24,10 × 41,40
			71	5,66		38,34	42,5
			72	5,75		38,58	42,28
			73	5,83		39,20	42,50
			74	5,91		39,43	43,18
			75	5,97	22,48	24,38 × 40,4	25,12 × 43,43
			76	6,05		40,28	
			77	6,13		41,0	
			78	6,21		41,20	
			79	6,29		41,50	
			80	6,36	24,45	25,40 × 42,20	26,20
			81	6,43		42,43	
			82	6,51		43,15	
			83	6,59		43,55	
			84	6,68		44,30	
			85	6,76	25,27	26,44 × 45,5	27,28
			86	6,86	26,12		
			90	7,16		27,50	
			95	7,56		29,0	
			100	8,05		30,15	

sich die Temperatur bis 29'0" und fällt gegen Abschluß des Versuchs in fast 20 Minuten (Zahl 47'0") um einen Teilstrich bis auf —27.

Objekt c wurde seines etwas unregelmäßigen Temperaturverlaufs wegen gewählt. Die Innentemperatur geht hier von +150 bis —23 ziemlich stetig abwärts; —23 wird nach 25'0" erreicht. Darauf kommt eine ganz allmähliche Erwärmung auf —9 (28'45"); hier steht die Temperatur bis 34'45" und braucht dann zum Fallen um einen Teilstrich weitere 15 Minuten (10 = 38'15" bis 49'0").

Schon im kleinen Rahmen dieser wenigen Versuche zeigt sich der zu beweisende Satz bestätigt: Ohne Unterkühlung wird (innerhalb der Versuchsdauer) bei a —9 nicht überschritten und die Abkühlung bis zu diesem Punkt dauerte 48 Minuten. Wann die Temperatur —10 erreicht worden wäre, blieb ununtersucht; nach Analogie der anderen Kurven hätten wenigstens noch 8 Minuten dazu gehört. — Das Objekt mit der ganz geringen Unterkühlung auf 14 Teilstriche unter seinen Gefrierpunkt (der 1 Teilstrich tiefer liegt als derjenige von a) ist c. Hier wird (nach der Kristallisation) Temperatur —10 nach 49 Minuten schon nach unten verlassen. — Noch stärker ist die (immerhin sehr mäßige) Unterkühlung bei b. Nach ungefähr der gleichen Zeit wie die vorigen Objekte steht b (47 Minuten) auf —27.

Gemeinsam ist den Kurven a—c, daß sie nach länger als $\frac{3}{4}$ Stunden nicht unter —27 Teilstriche gefallen sind.

Ganz andere Resultate ergeben die Objekte, welche mit starker Unterkühlung gefroren sind (d—f).

Objekt d fällt von +150 auf —86 in 26'12", steigt darauf jäh auf —45 (26'18") und fällt ziemlich rasch wieder; nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —65.

Objekt f fällt nicht ganz so tief (von +150 auf —75 in 25'12"); sein Temperatursprung ist etwas höher und führt auf —41 (27'55"); nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —61.

Objekt e hat von +150 auf —100 einen tieferen Abfall als die beiden vorhergehenden; es erreicht seinen Unterkühlungspunkt nach 30'15". Der Anstieg (bis —48) ist weniger hoch als der von Objekt d; nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —62.

Die Kurven d, e, f erreichen alle sehr tiefe Temperaturgrade schon nach sehr kurzer Zeit; ihr Anstieg nach der Unterkühlung ist nun trotz seiner Größe nicht imstande, die Innentemperatur auch nur annähernd auf die Höhe zu bringen, welche von den Objekten, deren Unterkühlung verhindert wurde oder gering war, gehalten

wurde. Nach ungefähr $\frac{3}{4}$ Stunden ist ihre definitive Temperatur (von der Unterkühlung ganz abgesehen) auf etwa -80 gefallen.

Die Erklärung für dies gegensätzliche Verhalten von Pflanzenteilen, welche einerseits mit und anderseits ohne Unterkühlung gefrieren, ist zweifellos die einfache Erwägung, daß die Wärmeleitung in Eis eine sehr viel langsamere ist als die in Wasser. In tropfbar flüssigen Körpern verbreitet sich die Wärme durch Strömung. Der Übergang des Zellsafts in den festen Aggregatzustand schützt ohne weiteres die in der Pflanze noch vorhandene Energie vor allzu raschem Abströmen¹⁾. Der Eskimo baut sich ein Eishaus, um in demselben warm zu haben.

Wie oben (pag. 95) bereits angedeutet, ist es leicht, eine sehr genaue Schätzung der Leitungsfähigkeitsverminderung durch den Übergang des Zellsafts in den festen Aggregatzustand in der Weise vorzunehmen, daß man die Winkel, welche bei graphischer Darstellung der Temperaturkurven vor Eintritt der Kristallisation und nach vollendeter Erstarrung mit der Abscisse gebildet werden, mißt und vergleicht.

Unter Beobachtung der Vorsicht, daß nach beendeter Kristallisation erst dann beweisende Verhältnisse angenommen werden, wenn die Abfalllinien auf längere Strecken wieder völlig gerade verlaufen, sowie daß vor der Erstarrung gleichfalls geradliniger Abfall erfolgt ist, ergeben sich für *Impatiens parviflora* folgende Zahlen:

Winkel vor der Kristallisation	Zugehörige Winkel nach der Kristallisation
140° 30' 2"	30° 14' 25"
150° 4' 56"	31° 20' 56"
130° 16' 5"	27° 34' 58"
140° 2' 18"	29° 15' 8"
Durchschnitt: 140° 18' 20"	29° 36' 22"

Bei dem bezeichneten Objekt ist also die Wärmeableitung durch den flüssigen Saft mehr als doppelt so groß als die durch den erstarrten.

Mit dem Satz, daß die Eisbildung in den Geweben eisbeständiger Pflanzen den Rest der nach dem Erstarren im Innern der Organe vorhandenen freien Wärme schützt, also dem Leben nützlich ist,

1) Dieser Erkenntnis sehr nahe ist schon Müller-Thurgau [l. c. XV (1886) pag. 494], wenn er darauf hinweist, daß in einer Miete die äußeren gefrorenen Rüben die inneren vor dem Erfrieren bewahren.

in Luft befindlichen Geweben wird die Unterkühlung verhindert¹⁾. Das Absinken der Temperatur unter das spezifische Minimum wird, wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers und wegen der bereits beim Taupunkt eintretenden Eisbildung in der Pflanze, später überschritten und damit der Todespunkt später erreicht werden im unteren, von Wasser umgebenen Teil der Pflanze als im oberen in die Luft ragenden.

Es wurde hier von langsamer und rascher Abkühlung gesprochen, weil der Temperaturabfall in einem von Wasser umgebenen Objekt ein viel langsamerer ist als in einem von Luft umgebenen. Dies tritt, trotz der geringeren Wärmeleitungsfähigkeit der Luft, nur der hohen spezifischen Wärme des Wassers wegen ein und mußte hier als *Accidens* angegeben werden. Im übrigen haben meine Versuche durchaus das Resultat der mit dem gleichen Gegenstand beschäftigten Forscher (außer Sachs) gehabt²⁾, daß die Geschwindigkeit des Gefrierens und Auftauens für das Leben der eisbeständigen Pflanzen im allgemeinen ohne erkennbare Bedeutung ist.

Eingeschaltet sei hier, daß meine Versuche auch eine Erklärung für die wenigen Ausnahmefälle geliefert haben, bei welchen rasches Auftauen den Tod herbeiführte, während langsameres die Objekte zu retten vermochte.

Für die reifen Früchte von Apfel und Birne hat H. Müller-Thurgau³⁾, für das Blatt von *Agave americana* hat Molisch⁴⁾ nachgewiesen, daß diese Objekte nach mässigem Gefrieren bei sehr langsamem Auftauen lebend erhalten werden können, während rasches Auftauen den Tod herbeiführen kann.

Wird der Saft von *Impatiens parviflora* (besonders schön geht der Versuch, wenn dem Saft 20 % Zucker zugesetzt wird und er dadurch der Konzentration und Natur der Obstsäfte sich nähert) im Reagensglas zu völliger Kristallisation gebracht und dann durch Erwärmen des Gefäßes in der Hand rasch aufgetaut, so tritt meist der Fall ein, daß oberflächliches Schmelzen, im Innern aber weiterer Temperaturabfall zu beobachten ist. Das Galvanometer zeigte öfters

1) Eisbildung in homogenen Geweben (Blätter scheinen sich anders zu verhalten) setzt sich von Zelle zu Zelle fort, als ob keine Trennungswände vorhanden wären. Bei starker Unterkühlung eines Pflanzenorgans kann die Fortleitung der Eisbildung eine außerordentlich rasche sein und das Fortschreiten des Prozesses mit einer Explosionswelle (vergl. Nernst l. c. pag. 665) verglichen werden.

2) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 300, 317.

3) H. Müller-Thurgau in Schweiz. Zeitschr. f. Obst- und Gartenb. 1894.

4) Molisch l. c. pag. 47.

funktionsfähig sind ¹⁾, an den nördlichen Standorten unserer Flora dagegen die bekannte zusammengeklappte Blasenform zeigen.

Die submerse Tropenpflanze *Aldrovanda* wird sowohl durch die hohe spezifische Wärme des Wassers wie durch die Verhinderung der Unterkühlung ihres Zellsaftes genau ebenso vor dem Erfrieren bewahrt, wie dies bei dem oben (pag. 110) zitierten untergetauchten Teil des Sprosses von *Tradescantia zebrina* im Experiment der Fall war.

Gleichfalls hier einzufragen dürfte die Erscheinung sein, daß bei der Mehrzahl der Wassergewächse unserer Breiten die Überwinterung mittels Winterknospen jene durch die (weit kältebeständigeren) Samen an Wichtigkeit beträchtlich übertrifft.

Inwieweit die Verhinderung der Unterkühlung durch Pflanzenschleim für alpine und Steppengewächse von Wichtigkeit ist, muß noch genauer untersucht werden. Bemerkenswert ist jedenfalls, daß der Besitz von Pflanzenschleim, welcher bisher allein mit der Speicherung von Wasser in Verbindung gebracht wurde, auch mit dem Erfrierungsschutz in Zusammenhang steht in gleicher Weise, wie die hauptsächlich dem Verdunstungs- und Insolationsschutz dienenden Haarbekleidungen und andere ähnliche Einrichtungen ²⁾ auch die Wärmeausstrahlung herabsetzen. Die Funktion der Wasserbewahrung und des Kälteschutzes gehen faktisch, auch ohne Annahme einer Identität von Kältetod und Austrocknungstod, völlig parallel.

So wird es verständlich, daß die regionär an die subalpine und alpine Formation der hohen Berge grenzende Flora des schattigen Waldes nur wenig zur Artbildung der Höhenflora beigetragen hat, während Tiefenformationen von steppenartigem Charakter für die meisten frostbeständigen alpinen Arten (erinnert sei an die interessanten Hochfloren von Apennin, Armenien, Anden) den Ursprung darstellt.

In die Wirkung der Außenbedingungen auf das Erfrieren von Pflanzen wurde bisher keinerlei klare Einsicht gewonnen. Vielleicht können Verhältnisse, wie sie Pfeffer ³⁾ andeutet, daß häufig die am Nordabhange eines Berges stehenden Individuen eines Waldbaums frosthärter sind, zuweilen aber auch leichter erfrieren als die an dem Südhange erwachsenen Exemplare, jeweils als Einzelfälle Erklärung finden, wenn zufällig vorhandene auf die Unterkühlung der Säfte einwirkende Verhältnisse berücksichtigt werden.

1) F. Cohn in Cohns Beitr. I (1875) pag. 78.

2) Vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 848, 849.

3) Pfeffer l. c. pag. 303.

während die windgeschützten Exemplare starker Unterkältung unterliegen.

Endlich hat A. Fischer¹⁾ darauf aufmerksam gemacht, daß gerade diejenigen Bäume (Nadelhölzer, Birke), welche die kältesten Standorte in vertikaler wie horizontaler Verbreitung einnehmen, welche also am wenigsten empfindlich gegen Frost sind, während des Winters ihre gesamte Stärke in fettes Öl verwandeln. Unten wird nochmals auf diesen Punkt einzugehen sein; hier sei nur darauf hingewiesen, daß (vergl. oben pag. 104) fettes Öl in Emulsion die Unterkühlung verhindert und damit, nach der hier entwickelten Theorie, die Frostbeständigkeit vermehrt.

Die im Spätherbst einsetzenden Stoffumwandlungen der eisbeständigen Pflanzen haben überhaupt das größte Interesse für die Theorie des Erfrierens der Pflanzen und werden allgemein²⁾ als in dieser Beziehung hochwichtig angesehen, ohne daß bisher eine befriedigende Erklärung der Bedeutung dieser Umsetzungen im Hinblick auf die thermischen Verhältnisse der Pflanzen gegeben wurde.

Wesentlich handelt es sich überall mit Eintritt der kalten Jahreszeit um ein Wegschaffen der Stärke aus Pflanzenorganen, die in Gefahr kommen, tief abgekühlt zu werden. Das Süßwerden der Kartoffeln, welches von H. Müller-Thurgau³⁾ studiert wurde, soll allein darauf beruhen, daß der für die Atmung gebildete Zucker infolge der Herabsetzung der Atmung in der Kälte nicht verbraucht wird, sondern sich anhäuft.

Anders steht es mit der von Russow⁴⁾ entdeckten und von A. Fischer⁵⁾ genauer untersuchten Umwandlung der Rindenstärke in Zucker bei den meisten deutschen Waldbäumen (soweit die Stärke nicht in fettes Öl verwandelt wird) sowie mit der gleichen Veränderung, welche Lidforss⁶⁾ für alle grünen Zellen wintergrüner Gewächse nachgewiesen hat. Hier steht es fest, daß der gebildete Zucker nicht der Atmung wegen erzeugt wird und im ersten Frühling zur Rückbildung von Stärke Verwendung findet.

1) A. Fischer im Jahrb. wissensch. Bot. XXII (1891) pag. 155; vergl. auch Pfeffer l. c. pag. 317.

2) Vergl. A. Fischer l. c., Molisch l. c. pag. 64, Pfeffer l. c.

3) H. Müller-Thurgau l. c. XI (1882) pag. 751 ff.

4) Russow in Sitzungsber. Dorpat. Naturf.-Gesellsch. VI (1882) pag. 492.

5) A. Fischer l. c. pag. 158—160.

6) Lidforss in Bot. Centralbl. XLVIII (1896) pag. 33.

renden Körper dagegen groß, so stellt sich nach der Unterkühlung der Zellsaft gleich von Anfang an auf eine Eistemperatur, welche tief unter der Schmelztemperatur liegen kann.

Für die Theorie des Erfrierens eisbeständiger Pflanzen ist streng zu unterscheiden zwischen flüssigen und festen Körperkonstituenten. Erstere lassen bei der Kristallisation Wärme frei werden; ich will sie thermisch aktive Bestandteile nennen. Letztere dagegen folgen retardierend der Temperatur der Flüssigkeiten; sie sind thermisch passiv.

An sich könnte es nun gleichgültig erscheinen, ob die Menge der thermisch aktiven oder der thermisch passiven Bestandteile überwiegt, denn die Summe der freien Wärme in der Pflanze wird nicht dadurch geändert, daß vor Eintritt des Winters feste Teile (Stärke) in flüssigen Zustand (Zucker oder Öl) umgewandelt werden. Ebensoviel Wärme wie die thermisch passiven Bestandteile brauchen würden, um bei der Kristallisation der thermisch aktiven erwärmt zu werden, genau ebensoviel hätten sie vorher nach außen abgeben und um dieselbe Größe die Abkühlung der thermisch aktiven Substanzen verzögern können.

Aber dies gilt nur von der freien Wärme, welche bei Beginn der Abkühlung für die festen und gelösten Bestandteile die gleiche ist. Viel größere Wichtigkeit besitzt die latente Energie (Kristallisationswärme) der Flüssigkeiten, welche die freie Wärme der thermisch passiven Bestandteile um ein Vielfaches überragt; sie kommt der Pflanze zugut, sobald die Eisbildung in den Geweben eintritt.

Auch sei nicht übersehen, daß infolge der vorhandenen Wärmeleitungsdifferenz von gefrorenem und flüssigem Zellsaft (vgl. oben pag. 109) die thermisch passiven Bestandteile vor Eintritt der Eisbildung ihre Wärme relativ rasch abgeben; dieser Umstand bewirkt, daß, wie oben ausgeführt wurde, bei Anhäufung fester Körper in den Zellen die Schmelztemperatur des Zellsafts nach stattgehabter Unterkühlung nicht erreicht werden kann.

Die Quantität der thermisch passiven Bestandteile ist daher für das Leben der frostbedrohten Pflanze von höchster Bedeutung, ja sie kann bei großer Menge direkt bedrohlich wirken. Die thermisch passiven Bestandteile einer eisbeständigen Pflanze wirken praktisch wärmezehrend, die thermisch aktiven dagegen Wärme erzeugend.

Diese Überlegungen können mit Leichtigkeit ihre experimentelle Bestätigung finden. Schon bei informatorischen, mit dem Quecksilber-

dies Objekt auch nicht die geringste Eisbildung ertrage¹⁾. Nach Müllers Darstellung soll die Kartoffel ohne Nachteil die Abkühlung auf eine Temperatur ertragen, bei welcher sie zugrunde gehe, sobald Eisbildung eintrete. So wäre die Kartoffel ein Typobjekt für die Theorie, daß der Erfrierungstod wesentlich ein Austrocknungstod sei.

Kartoffel, gleiche Teilstücke, in Luft.
Außentemperatur = -14,5°.

Galvano- meter- teilstriche	Temperatur in Centigraden	Zeit in Minuten und Sekunden			
		a	b	c	d
50	8,98	0,0	0,0	0,0	
40	8,18	0,86	0,88	0,27	
35	2,78				0,0
30	2,39	1,11	1,15	0,55	0,21
20	1,59	1,47	1,54	1,21	1,2
15	1,19	2,6	2,15	1,86	1,21
10	0,80	2,25	2,86	1,52	1,40
5	0,40	2,46	2,58	2,6	1,58
0	0	3,6	3,18	2,21	2,19
5	0,40	3,28	3,41	2,37	2,39
10	0,80	3,50	4,4	2,54	2,58
12	0,95				4,15
15	1,19	4,11	4,27	3,9	3,20
20	1,59	4,35	4,51	3,26	3,44
22	1,75				4,10
25	1,99	5,0	5,16	3,48	
30	2,39	5,24	5,45	4,0	
35	2,78	5,50	6,11	4,21	
36	2,86				5,15
40	3,18	6,16	6,40	4,40	
45	3,58	6,44	7,9	5,1	
48	3,82		9,45		
50	3,98	7,10	7,41		
55	4,37	7,40	8,11		
60	4,77	8,7	8,45		
63	5,01	11,0			
65	5,17	8,37	9,20		
66	5,25		9,30		
70	5,57	9,8			
75	5,97	9,40			
80	6,36	10,13			
84	6,68	10,50			

An sich würde dies Verhalten der Kartoffel, selbst wenn es sich bestätigt hätte, kein Argument gegen die hier dargestellte Erfrierungstheorie sein, denn diese bezieht sich allein auf eisbeständige Pflanzen, d. h. auf solche, welche die Eisbildung in ihren Geweben ertragen, ohne abzusterben. In Wirklichkeit aber verhält sich die Kartoffel

1) Vergl. auch Pfeffer l. c. pag. 316.

Nach dieser Feststellung wäre es nicht ohne Interesse, die Frage nochmals zu prüfen, ob die Anreicherung kalt gelegter Kartoffeln mit Zucker¹⁾ wirklich nur auf die geminderte Atmung zurückzuführen ist oder ob es sich bei dieser Zuckeraufhäufung um die gleiche Erscheinung handelt, wie sie uns bei der winterlichen Stärkeumwandlung in Bäumen und grünen winterharten Gewächsen entgegentritt.

Die hier vorgetragene Theorie macht das letztere wahrscheinlicher²⁾, denn die Auflösung der Stärke (resp. die Auflösung des aus der Stärke entstandenen Zuckers) bindet Wärme, welche bei der Kristallisation als Vorrat wieder frei wird³⁾. Die Anhäufung thermisch aktiver Substanzen vor Beginn des Winters stellt eine Wärmespeicherung dar. Erst wenn von aussen wieder Wärme zufließt, findet die Rückverwandlung des thermisch aktiven Zuckers in die thermisch passive Stärke statt.

Im Anschluß an diese Ausführungen sei angeregt, die Unterscheidung unserer Bäume in „Fettbäume“ und „Stärkebäume“, wie sie A. Fischer⁴⁾ je nach der winterlichen Umwandlung aller Stärke in Fett oder ihrer Lagerung in Holz und Mark (während sie in der Rinde in Zucker verwandelt wird) vornimmt, in der Weise zu ändern, daß „Fettbäume“ und „Zuckerbäume“ nach den thermisch aktiven Substanzen, welche zu Beginn des Winters aus der Stärke (bei Zuckerbäumen wenigstens in der Rinde) gebildet werden, unterschieden seien.

Das fette Öl der Fettbäume wirkt selbstverständlich neben seiner Eigenschaft die Unterkühlung zu vermindern ebenso wie der Zucker thermisch aktiv, d. h. als Wärmespeicher für den Fall der Kristallisation.

Die Verbindung beider Eigenschaften dürfte insbesondere deswegen, weil hier alle (auch die im Holz befindliche) Stärke in fettes Öl verwandelt wird und dadurch die Menge der thermisch aktiven Bestandteile eine gewaltige Grösse erreicht, der Grund sein, weswegen die Fettbäume in ganz besonderem Grade gegen Kälte resistent sind und deshalb pflanzengeographisch die Baumgrenzen bilden (vgl. oben pag. 115).

Die Zuckerbäume dagegen sind, trotz der Speicherung thermisch aktiver Substanz in der Rinde, den Fettbäumen gegenüber deswegen im Nachteil, weil bei ihnen die Stärke in Holz und Mark keine Um-

1) H. Müller-Turgau l. c. XI (1882) pag. 751—828.

2) Auch A. Fischer (l. c. pag. 133 ff.) ist derselben Ansicht.

3) Die gleiche Theorie bezüglich der Kristallisation des Insektenstoffes ist angedeutet bei Bachmetjew l. c. pag. 181.

4) A. Fischer l. c. pag. 111, 159.

Keinerlei Bedenken erregt es, die Ergebnisse der Untersuchungen Seignettes¹⁾, wonach bei Knollen und Zwiebeln bei einer Bodentemperatur von -6° ein höherer Temperaturüberschuss gegenüber dem Boden beobachtet wurde, als bei $+3$ und $+11^{\circ}$, als richtig anzusehen und als Beweis der hier entwickelten Theorie einzusetzen. Denn die isolierende Wirkung des Bodens²⁾ ist noch bedeutender als die des Periderms und durchaus geeignet, lange Zeit die Kristallisationswärme der thermisch aktiven Substanzen der Pflanze zu erhalten.

Für die wintergrünen Blätter dürfte hauptsächlich die sehr wirksame Schneebedeckung als Isolation in Frage kommen³⁾.

Die Ergebnisse der vorstehenden Ausführungen über das Erfrieren eisbeständiger (d. h. die Eisbildung in den Geweben aushaltender) Pflanzen seien nochmals zusammengefasst:

1. Es ist für die eisbeständigen Pflanzen von Vorteil und schiebt das Erfrieren (d. h. die Abkühlung unter das spezifische Minimum) hinaus, wenn die Eisbildung in den Geweben so bald wie möglich eintritt.

2. Der Grund dafür ist darin zu sehen, dass das Eis die frei vorhandene Innenwärme langsamer ableitet, als dies der flüssige Zellsaft tut.

3. Aus Satz 1 folgt, dass Unterkühlung des Zellsafts, d. h. Abkühlung desselben unter seinen Schmelz-(Gefrier-)punkt das Erfrieren rascher drohen lässt, als verhinderte Unterkühlung (Gefrieren bei Schmelzpunktstemperatur).

4. Manche Pflanzen besitzen Einrichtungen, welche die Unterkühlung des Zellsafts mindern oder verhindern. Insbesondere gehört das fette Öl, welches in den „Fettbäumen“ während des Winters aus der sommerlichen Stärke gebildet wird, zu den die Unterkühlung hemmenden Körpern.

5. Bei der Kristallisation des Zellsafts und der darin gelösten Verbindungen oder der in den Zellen suspendiert vorhandenen Öle etc. (Flüssigkeiten, thermisch aktive Substanzen) wird Kristallwärme erzeugt; die winterliche Umwandlung festen Reservematerials (Stärke) in gelöstes (Zucker, fettes Öl etc.) stellt eine Speicherung potentieller Energie dar.

6. Von: Zeitpunkt der Eisbildung, Menge der entstehenden Kristallisationswärme, genügender Isolation derselben, Außentemperatur und spezifischem Minimum einer eisbeständigen Pflanze hängt es ab, ob und wann dieselbe erfriert.

1) Zitiert nach Pfeffer l. c. pag. 832 Anm.

2) Vgl. H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 550; Pfeffer l. c. pag. 302, 304.

3) Vgl. Sachs in Flora XLV (1862) pag. 22; H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 551.

Verminderte Zufuhr von Feuchtigkeit befördert das Blühen, was Sorauer einer Zunahme der Konzentration der Nährstoffe zuschreibt, womit jedoch Möbius nicht einverstanden ist, indem er darauf hinweist, daß Laubknospen meist noch mehr Nährstoffe bedürfen als Blütenknospen. Ferner hebt dieser Autor hervor, daß „in manchen Ländern, wo der Wechsel der Jahreszeiten wesentlich durch den Wechsel von Regen- und Trockenperioden bedingt ist, die Gewächse ihr Laub in der nassen, ihre Blüten in der trockenen Periode entwickeln.“

Da mit der Wasserverminderung im Boden auch eine Abnahme der Nährstoffzufuhr verbunden ist, so schreibt Möbius den Einfluß der Trockenheit auf das Blühen auch teilweise dieser Verminderung mineralischer Nährstoffe zu.¹⁾

Die bekannte Tatsache, daß der Wurzelschnitt²⁾ das Blühen befördert, beruht nach Möbius auf der Verminderung der aufgenommenen Wassermenge; daß ferner das Zurückschneiden von Laubtrieben das Blühen vermindert oder verhindert, beruht auf der nun größeren Wassermenge im Baume, dessen Verdunstungsgröße nun plötzlich geringer geworden ist. In kleinen Töpfen gezogene Pflanzen, sowie Pflanzen mit erkrankten Wurzeln kommen, wie bekannt, eher zum Blühen als normale Pflanzen. Ich habe in dieser Hinsicht beobachtet, daß Buchweizenpflänzchen schon bei 12 cm Höhe und Tabakpflanzen bei 32 cm Höhe Blüten entwickelten. Die Untersuchung der Wurzeln ergab in beiden Fällen sehr starke Beschädigung durch Nematoden. In steifem Tonboden, in welchem die Pflanzen ihre Wurzeln nur schwierig ausbreiten können, bleiben die Pflanzen kleiner als im lockeren Sandboden und entwickeln die Blüten bei weit geringerer Höhe (wenn auch nicht immer früher) als in letzterem Falle.

Wenn man nun alle diese Tatsachen näher betrachtet, so wird man zugeben müssen, daß dieselben sich auch erklären lassen, wenn man annimmt, daß es eine gewisse Konzentration von Zucker in den Pflanzen ist, welche durch eine Art von Reizwirkung auf die embryonale Substanz die Differenzierung in männliche und weibliche Zellkerne, d. h. die Blütenbildung, bewirkt.

Zunächst würde der günstige Einfluß von Licht und Wärme auf die Blütenbildung durch den begünstigenden Einfluß dieser Faktoren auf die Assimilationstätigkeit wohl erklärlich werden. Wenn

1) Was den Körnerertrag betrifft, so nimmt auch dieser zu, wenn die Feuchtigkeit bis zu einem gewissen Grade abnimmt [A. Mayer, Journ. Landw. 46, 167 (1898)].

2) Der in neuerer Zeit eingeführte kurze Wurzelschnitt beim Versetzen von Obstbäumen beruht wahrscheinlich ebenfalls auf der Beobachtung reichlicheren Blühens unter diesen Umständen.

Ich liefs in meinem Laboratorium vor sieben Jahren eine Analyse der Kirschenbaumrinde vor und nach der Blütezeit ausführen; aus dieser ergab sich — den Betrag der Faser als konstante Gröfse angenommen — folgendes:

	Vor dem Blühen	Nach dem Blühen
Faser	100	100
Rohprotein	27,31	17,16
Fett	19,67	13,70
Kohlehydrat (Stärke) .	77,98	46,38

Es hatte somit abgenommen:

Protein	um 37,16 %
Fett	„ 30,35 %
Stärke	„ 40,59 %

Auch bei niederen Pflanzen übt Zucker häufig eine anregende Wirkung auf sexuelle Vorgänge aus. Klebs¹⁾ hat beobachtet, daß Glykose, Fruktose, Mannit, Glyzerin, sowie die sauren Salze der Äpfel- und Weinsäure die Zygotenbildung bei Pilzen herbeiführen können. Pfeffer²⁾ hat den Rohrzucker als Reizmittel der Geschlechtstätigkeit bei Laubmoosen erkannt.

Eine Verzögerung der Blütenbildung wurde bei zu reichlicher Stickstoffdüngung von Müller beobachtet; auch andere fanden, daß die Blattbildung dann mehr gefördert wird als die Blütenbildung. Auch dieser Einfluß auf die Blütenbildung liefse sich in unserem Sinne erklären; denn wenn zu reichlich Ammoniak dargeboten wird, wird ein größerer Teil des gelösten Zuckers zur Bildung von Protein und Asparagin verwendet als sonst, der Zuckergehalt des Saftes wird also etwas abnehmen.³⁾ Daraus würde weiter folgen, daß bei Asparaginzufuhr die Blütenbildung weniger verzögert wird als bei Ammoniakzufuhr. Hiemit stimmt in der Tat ein in unserem Laboratorium mit Zwiebelpflanzen ausgeführter Versuch überein. Junge gleichgroße, 21 cm hohe, aus Samen gezogene Zwiebelpflanzen wurden in eine 1proz. Lösung von Asparagin, welche Gips (halbe Sättigung) enthielt, gesetzt. Jeden fünften Tag wurden die Pflanzen nach dem Abspülen der Wurzeln in eine Lösung von je 0,1 % Magnesiumsulfat und Monokaliumphosphat gebracht, um durch Trennung der Nähr-

1) Jahrb. wiss. Bot. (1898) Bd. 32.

2) Ber. D. bot. Ges. 1883.

3) Da Nitrate von Kalium und Natrium im Gegensatz zu Ammoniaksalzen gespeichert werden können, wird hier jener Einfluß zu reichlicher Stickstoffdüngung nicht so scharf hervortreten.

Über die Bedeutung des Milchsafte der Pflanzen.

Von Hans Kniep.

Mit 2 Abbildungen.

I. Einleitung. Allgemeines.

Die Frage nach der Bedeutung des für viele Pflanzen so charakteristischen Milchsafte ist trotz der sehr zahlreichen darüber angestellten Untersuchungen eine zurzeit noch so gut wie offene. Abgesehen von den älteren Arbeiten von Schultz-Schultzensten, Unger, Moldenhauer, Trécul u. a., welche sich namentlich auf den anatomischen Bau und die Entwicklungsgeschichte der Milchröhren beziehen und dem Stande der damaligen Kenntnis gemäß über deren Funktion im allgemeinen nur wenige, zum Teil heute nicht mehr diskutabile Hypothesen enthalten, hat man in neuerer Zeit vielfach versucht, der Lösung dieser Frage näher zu kommen.¹⁾ Die Untersuchungen zeigen jedoch so wenig Übereinstimmendes, selbst in den wichtigsten Punkten, daß es schwer ist, den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse in wenig Worten zusammenzufassen.

A priori sind für die Bedeutung des Milchsafte im Leben der Pflanze verschiedene Möglichkeiten gegeben. So liegt es nahe, daran zu denken, daß er bei der Ernährung des gesamten Organismus eine wesentliche Rolle spielt. Man hat, um diese Ansicht zu begründen, zunächst auf die chemische Zusammensetzung des Milchsafte hingewiesen. So mannigfach diese bei den verschiedenen milchsaftführenden Pflanzen ist, so läßt sich doch so viel sagen, daß organische Substanzen, welche der Pflanze als Nahrung dienen können, stets darin enthalten sind. Leider sind unsere Kenntnisse von der quantitativen Beschaffenheit der Milchsäfte noch recht dürftige, die relativ wenigen Analysen, die bekannt sind, reichen aber aus, um von ihrer allgemeinen chemischen Beschaffenheit wenigstens ein ungefähres Bild

1) Von einer ausführlichen, historisch-kritischen Behandlung der sehr umfangreichen Literatur kann hier umsomehr abgesehen werden, als diese sich in zahlreichen Abhandlungen zusammengestellt findet. Über die ältere Literatur vergleiche man Hanstein, Die Milchsaftgefäße, Berlin 1864, ferner David, Über die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocynaceen und Asclepiadaceen. Diss. Breslau 1872. Die neuere Literatur findet sich angegeben in Haberlandt, Physiol. Anatomie 2. Aufl. 1896 pag. 342, Anm. 13, ferner in Pfeffer, Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Bd. I, pag. 593/4, am vollständigsten bei Chimani, Untersuchungen über Bau und Anordnung der Milchröhren etc. Bot. Centralbl. 1895 Bd. 61.

Kautschuk, Farb- und Riechstoffen, Salzen.¹⁾ Stärke und Gerbsäuren sind nicht darin enthalten (vgl. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 2. Aufl. 1903 Bd. I).

Aus den genannten Analysen verschiedener Milchsäfte geht schon bei oberflächlicher Betrachtung so viel hervor, daß Stoffe wie Kautschuk, Guttapercha, Harze etc., welche, soweit wir nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse mit ziemlicher Sicherheit sagen können, für den Stoffwechsel der Pflanzen bedeutungslos sind,²⁾ in den Milchsäften in weitaus größerer Menge enthalten sind als diejenigen, welche im allgemeinen als Nährstoffe fungieren (Eiweiß, Stärke, Zucker, Fette). Spricht dieser Umstand schon gegen die hohe Bedeutung der Milchröhren als Behälter von Bildungstoffen, so ist doch zu bedenken, daß ein Rückschluß von der quantitativen Zusammensetzung des Milchsafte auf die Funktion, die er verrichtet, nur dann statthaft ist, wenn das physiologische Experiment darüber keinen Zweifel läßt. Die im Milchsafte vorkommende Stärke, der Zucker, die Eiweißsubstanzen etc. könnten, auch wenn sie sich nur in geringer Menge finden, sehr wohl der Ernährung der übrigen Gewebe dienen und die Milchröhren zu Leitungsorganen plastischer Substanzen stempeln, welche nebenbei die Aufbewahrung unnützer Stoffwechselprodukte übernehmen; doch würde selbst in dem Falle, daß der Gehalt an diesen Substanzen ein noch weit größerer wäre, der direkte Beweis hierfür um so nötiger erscheinen, als Zucker und andere sog. Nährstoffe sehr häufig als Endprodukte des Stoffwechsels auftreten, um biologischen Zwecken zu dienen.³⁾

Man hat die Richtigkeit der Annahme von der physiologischen Bedeutung des Milchsafte auf verschiedenem Wege wahrscheinlich zu machen gesucht. Einmal bot sich nach Begründung der physiologischen Anatomie durch Schwendener und Haberlandt die Methode der anatomischen Untersuchung, welche innerhalb gewisser Grenzen Rückschlüsse auf physiologische Funktionen gestattet. Gestützt auf Angaben von de Bary, nach welchen bei einigen Pflanzen (Cichoriaceen, Papaveraceen, Campanulaceen) eine ausgesprochene

1) Es war mir leider nicht möglich, in der Literatur Angaben über den Prozentgehalt an den letztgenannten Stoffen zu finden. Organische Nährstoffe scheinen jedoch nur in geringer Menge aufzutreten.

2) Siehe Pfeffer, Handbuch I 2. Aufl. pag. 501. Die auf keine Experimente gestützten, wenig begründeten Vermutungen Gauchers (Ann. sc. nat. 8^e sér. bot. Tom. 12, 1900, pag. 246 ff.) erscheinen nicht geeignet, diese Annahme zu widerlegen.

3) Vgl. hiez u auch A. Leblois, Canaux sécréteurs et poches sécrétrices. Ann. sc. nat. 7^e sér. Tom. VII, 1887, pag. 814.

von *Morus alba* in üppig vegetierenden Pflanzenteilen dünnflüssig und substanzarm wird; das Gleiche zeigte sich bei Keimlingen von *Tragopogon porrifolius*, die unter Bedingungen kultiviert wurden, welche die Assimilation der Kohlensäure ausschliessen. Hauptsächlich Versuche an Keimlingen sind es auch, welche Schullerus zu der Überzeugung führten, dass der Milchsaft ein Bildungssaft ist. Er wählte als Objekte *Euphorbia*-Arten, namentlich *E. Lathyris*. Inwiefern die aus all diesen Beobachtungen gezogenen Schlussfolgerungen berechtigt sind, wird im zweiten Teile dieser Abhandlung näher erörtert werden, in welchem die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Milchsafts behandelt werden soll.

Erkennt man diese letztere nicht oder nicht in dem Umfange, in dem es Faivre und Schullerus wollen, an, so bleibt als weitere Möglichkeit nur die, die Milchröhren als Exkretbehälter¹⁾ aufzufassen. Es fehlt nicht an Autoren, welche diese Ansicht vertreten oder für wahrscheinlich halten, wenngleich weitaus die Mehrzahl der Forscher, die über die Bedeutung des Milchsafts gearbeitet haben, geneigt ist, ihm in erster Linie eine physiologische Funktion zuzuschreiben. Doch auch diese letzteren müssen sich fragen, wie es sich erklärt, dass der Gehalt an Harzen, Kautschuk, Alkaloiden etc., kurz an Körpern, welche aus dem Stoffwechsel ein für allemal ausgeschaltet sind,²⁾ ein so hoher ist. Hat der Milchsaft wirklich ausschließlich eine physiologische Funktion, dann bleibt nichts anderes übrig, als die Exkrete für völlig nutzlose Produkte zu halten, die zufällig in den Milchröhren abgelagert werden. Gesetzt, diese Meinung entspräche den Tatsachen, so könnte man der Pflanze den Vorwurf nicht ersparen, dass sie äusserst wenig ökonomisch wirtschaftet; denn so viel wir wissen, werden die Harze etc. unter grossem Aufwand von Kohlehydraten gebildet.³⁾ Was hätte also diese Verschwendung für

1) Das Wort Exkret ist hier im rein physiologischen Sinne gebraucht; es sind darunter Ausscheidungsprodukte zu verstehen, welche nicht wieder in den Stoffwechsel gerissen werden.

2) S. hierüber auch Tschirch, Milchsaft- bzw. Gummiharzbehälter etc. in Arch. d. Pharm. XXIV. 1886, pag. 818.

3) Vgl. Frank, Pflanzenkrankheiten, I. Bd., 2. Aufl., 1895, pag. 41 ff., besonders pag. 42 und 48, wo die Frage nach der Herkunft des Harzsafts der Coniferen (einer Lösung von Harzen, d. h. Oxydationsprodukten von Terpenen in Terpentinöl) behandelt wird. Es kann danach, sowie nach den Untersuchungen von Strasburger (Leitungsbahnen, 1891, pag. 4 ff.) kein Zweifel sein, dass der Harzsaft aus Nährmaterial, besonders aus Stärke, welche den die Harzbehälter umgebenden Zellen zugeführt wird, entsteht. Hierfür spricht auch die Tatsache, dass das Terpentinöl die kohlenstoffreichste Substanz des Baumes ist. Für die

Die vorstehenden kurzen Bemerkungen, welche nur ganz im allgemeinen die wichtigsten Fragen andeuten sollen, die noch einer definitiven Lösung harren, dürften genügen, um zu zeigen, wie wenig Sicheres bis jetzt über die Bedeutung des Milchsafts der Pflanzen bekannt ist. Es kann nicht die Aufgabe einer einzigen, kurzen Abhandlung sein, hierüber eine endgiltige Entscheidung zu geben. Vorliegende Untersuchungen, welche im botanischen Institut der Universität Jena auf Anregung des Herrn Professor Stahl unternommen wurden, beabsichtigen nur, zur Klärung der Frage einen kleinen Beitrag zu liefern.

II. Physiologischer Teil.

Außer Faivre und Schullerus, welche, wie wir schon sahen, mit Bestimmtheit für eine physiologische Bedeutung des Milchsafts eintreten, haben Hanstein,¹⁾ Schimper²⁾ und A. Leblois³⁾ einige diesbezügliche Versuche angestellt und sind zu wesentlich anderen Resultaten gelangt.

Hanstein hat bei seinen grundlegenden Untersuchungen über die Funktion der Siebröhren mit sehr vielen Pflanzen Ringelungsversuche gemacht. Dabei hat sich ergeben, daß Pflanzen mit bicollateralen Gefäßbündeln (Solaneen, Asclepiadeen etc.) sich anders verhalten als solche mit collateralen. Steckt man einen Zweig der letzteren, der einige Zentimeter oberhalb der Schnittfläche geringelt ist, in Wasser, so bilden sich die Wurzeln ausschließlich oder in ganz überwiegender Zahl oberhalb der Incision, während sich bei denjenigen mit bicollateralen Gefäßbündeln in den dem Ringelschnitt oben und unten anliegenden Zonen kein Unterschied in der Wurzelbildung zeigt. Hier wird der basale Teil durch die innerhalb des Xylems gelegenen Siebröhrenbündel ernährt. Würden nun die markständigen Milchröhren der Pflanzen mit collateralen Bündeln (Ficus-Arten, Euphorbien) ebenso wie die Siebröhren die Leitung plastischer Stoffe zu besorgen haben, so müßten sich diese Pflanzen wie solche mit bicollateralen Gefäßbündeln verhalten. Versuche mit Stecklingen von *Ficus Carica* zeigten nun, daß unterhalb der Incision nur eine äußerst schwache Wurzelbildung eintritt, so daß eine durch die Milchröhren vermittelte Nahrungszufuhr aus den oberen Partien als ausgeschlossen angesehen

1) Hanstein a. a. O.

2) Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg. 1885.

3) A. Leblois a. a. O.

die Länge gewachsen, die Zahl seiner Blätter hatte sich vermehrt; im mittleren Teil liefs sich Dickenwachstum konstatieren, die zwei untersten Blätter waren abgefallen, in den Achseln der oberen hatten sich Seitentriebe entwickelt. Der untere Abschnitt zeigte keine Veränderung.

2. Anfang Oktober wurden von einer geringelten Pflanze alle Blätter abgetragen mit Ausnahme von vier unterhalb der Ringelung. Am 21. Dezember hatte die Endknospe mehrere Blätter entfaltet, unter der Incision waren drei Seitenknospen in Entwicklung begriffen. Durch Zufall wurde zu dieser Zeit der obere Teil abgebrochen. Die drei Seitenknospen nahmen darauf eine rapide Entwicklung, welche nach Abtragung der vier Blätter zwar fortfuhr, aber in sehr abgeschwächtem Masse. Nach Entfernung der drei Knospen bildeten sich einige neue kleine Adventivknospen, die aber äusserst schwache Entwicklung zeigten.

Faivre zieht aus dem Verlauf dieser Versuche zunächst die richtige Konsequenz, dass die Abtragung der Blätter einen Einfluss auf die Entwicklung der Knospen hat. Wenn er jedoch weiter daraus schliesst, dass es der in diesen Blättern produzierte Milchsafte ist, der ihnen die Nahrung zuführt, so ist hiefür der positive Beweis nicht erbracht. Es liegt im Gegenteil viel näher anzunehmen, dass die Blätter der Endknospe (Versuch 2) die zu ihrer Entfaltung nötigen Stoffe in allererster Linie der Rinde entnommen haben und nachher ihrerseits durch Produktion von Assimilaten für das zur Weiterentwicklung der Knospe erforderliche Nährmaterial gesorgt haben. In gleicher Weise erklärt sich dann die Hemmung in der Entwicklung der Seitentriebe nach Abtragen ihrer assimilationsfähigen Stützblätter (Versuch 2) und das Verhalten der Pflanze in Versuch 1.

Um etwas Bestimmteres über die physiologische Bedeutung des Milchsafte aussagen zu können, ist eine andere Versuchsanordnung nötig.

Ich untersuchte zunächst ein mittelgroßes Exemplar von *Ficus Carica*. Im Mai, noch ehe der Baum Blätter entwickelt hatte, brachte ich an mehreren Zweigen in verschiedener Entfernung von deren Endknospe Ringelschnitte an und verfolgte die Entwicklung der Blätter und die Längenzunahme der neu gebildeten Internodien. Um eine Bildung von Assimilaten in den über der Ringelung gelegenen Zweigabschnitten möglichst auszuschliessen, entfernte ich die jungen Blätter immer kurz nachdem sie sich entfaltet hatten. Zum Vergleiche tat ich dasselbe mit Endknospen von Zweigen, die nicht geringelt waren. Die Blätter der Knospen, welche sich am Ende

Zweig B, am 17. Mai partiell geringelt ($\frac{3}{8}$ des Umfangs entfernt).

17. Mai: Die Ringelung befindet sich 0,6 cm unterhalb des Ansatzes vom diesjährigen, grünen Trieb. Die Länge des letzteren beträgt 1,9 cm. Über der Ringelung sind weder Seitentriebe noch -Knospen. Die dort entfalteten Blätter werden abgetragen.

30. Mai: Länge des grünen Triebes: 2,6 cm. Es hat sich über der Ringelung ein Blatt entwickelt, dessen Spreite 3,0 cm lang ist.

24. Juni: Länge des grünen Triebes: 3,7 cm. Es finden sich oberhalb der Ringelung zwei Blätter; das ältere hat eine Spreitenlänge von 8,9 cm, das jüngere von 6,7 cm. Unter der Ringelung beginnt gegenüber der Brücke ein kleiner Seitenzweig sich zu entwickeln.

6. Juli: Länge des grünen Triebes: 4,0 cm. Oberhalb der Ringelung drei Blätter von der Spreitenlänge 9,0 cm, 7,4 cm und 3,5 cm. Der Seitenzweig unter der Ringelung hat ein kleines Blatt.

Gesamtszuwachs des grünen Triebes oberhalb der Ringelung: 2,1 cm.

Zweig C, nicht geringelt.

17. Mai: Die Länge des diesjährigen, grünen Triebes beträgt 1,5 cm. Oberhalb der Ringelung sind weder Seitentriebe noch -Knospen. Die dort entfalteten Blätter werden abgetragen.

30. Mai: Länge des grünen Triebes: 2,0 cm. Ein Blatt ist im Entfalten begriffen.

24. Juni: Länge des grünen Triebes 4,3 cm. Es haben sich drei Blätter entwickelt, deren Spreitenlänge 11,2 cm, 9,4 cm und 2,8 cm beträgt.

6. Juli: Länge des grünen Triebes 4,8 cm. Spreitenlänge der Blätter: 11,2 cm, 10,6 cm und 6,0 cm.

Seitenzweige haben sich unterhalb des Ansatzes vom diesjährigen Triebe nicht entwickelt.

Gesamtszuwachs des am 17. Mai entblätterten Triebes: 3,3 cm.

Über die Deutung aller dieser Versuche können kaum Zweifel bestehen. Die Endknospen der total geringelten Zweige haben sich auf Kosten der in dem über der Incision gelegenen Zweigstücke gespeicherten Reservestoffe entwickelt. Da die Menge dieser Stoffe um so geringer sein muß, je kürzer das Zweigstück ist, so erklärt es sich, daß die Knospen von Zweigen mit einer sehr hochgelegenen Ringelung ihre Entwicklung eher einstellen als die, welche einen größeren Zweigabschnitt ausbeuten können, ein Verhalten, das wenig verständlich wäre, wenn die markständigen Milchröhren den Transport der Nährstoffe übernähmen. Ebenso wenig ließe sich dann das Austreiben der Adventivknospen unterhalb der Ringelung erklären, für dessen Zustandekommen jedenfalls die durch die Ringelung bedingte Stauung der in den Leitungsbahnen nach oben beförderten Nährstoffe eine wesentliche Rolle spielt.¹⁾ Vergleichsversuche mit

1) Vgl. hiezu Frank, Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten II. Aufl., 1895, Bd. I pag. 81, ferner Jost, Vorl. über Pflanzenphysiologie, 1904, pag. 409 ff., und Goebel, Organographie I., 1898, pag. 37—43. Ob diese Stoffe direkt als Reiz wirken,

solut ausschliessen, geht doch so viel daraus hervor, daß für die Annahme, er sei ein Reserve- oder Bildungstoff, durchaus keine Beweise vorliegen. Eine so hervorragende ernährungsphysiologische Bedeutung, wie Faivre dem Milchsaft zuschreibt, besitzt er bei *Ficus* sicher nicht und in diesem Sinne kann ich den Angaben Hansteins nur beistimmen, ohne jedoch im allgemeinen seine Ansicht über die Funktion des Milchsafts zu teilen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß bei anderen Pflanzen unter Umständen der Milchsaft nicht doch die Rolle eines Bildungssaftes übernehmen könnte. Die Literatur ist an diesbezüglichen Untersuchungen sehr arm. Faivre selbst hat das Verhalten des Milchsafts von *Morus alba* und *Tragopogon porrifolius* unter veränderten Lebensbedingungen studiert. Die Schlussfolgerungen, zu denen er kommt, scheinen seine frühere Ansicht in vollem Umfange zu bestätigen, doch lassen auch sie verschiedene, schwerwiegende Einwände zu. Er fand, daß der Milchsaft von *Morus alba* im Frühling, beim Austreiben junger Knospen dünnflüssiger wird, was er als Substanzverminderung deutet. Dasselbe trat ein, wenn Zweige durch Entblätterung zur Entfaltung von Achselknospen veranlaßt wurden, ferner in Stecklingskulturen. Daraus schließt Faivre: „Le latex est appelé à jouer dans la nutrition végétale un rôle important et direct.“ Schwendener¹⁾ hat einige Versuche Faivres wiederholt, konnte jedoch zu keinem abschließenden Resultat kommen. Er betont mit Recht, daß ein Wässerigwerden des Milchsafts noch kein absolutes Anzeichen für die Stoffabgabe an andere Gewebe ist. „In den Organen, deren Milchsaft wässerig geworden war, fanden sich nämlich hin und wieder pfropfenartige Massen in den Milchröhren, welche offenbar durch Gerinnen entstanden waren.“ Da die Weißfärbung des Milchsafts von den in Emulsion befindlichen Kautschukkügelchen herrührt,²⁾ so würde man mit Faivre das Wässerigwerden auf eine Resorption des Kautschuks von seiten des umgebenden Gewebes zurückführen müssen. Dazu liegt aber, wie schon erwähnt wurde, nach unseren übrigen pflanzenphysiologischen Erfahrungen nicht der geringste Grund vor, denn wir kennen kein Beispiel, in welchem die chemisch sehr trägen Harze und Kautschukarten etc. wieder in den Stoffwechsel aufgenommen werden. Außer dem von Schwendener erhobenen Einwurf lassen sich noch ver-

1) Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen. Sitzungsber. der Akademie der Wissensch. Berlin 1885.

2) Fett kommt im Milchsaft von *Ficus elastica* nicht oder wenigstens nicht in nennenswerter Menge vor, kann also die Emulsion nicht bedingen.

nur den Umstand betonen, den auch Faivre mehrfach hervorhebt, daß nämlich in den Fällen, in denen der Milchsaft an Menge scheinbar abnimmt oder verschwindet, ein sehr rapides Wachstum der Keimpflanzen stattfindet. Faivre legt das alles in dem Sinne aus, daß der Milchsaft von *Tragopogon porrifolius* der Pflanze als Nährmaterial dient; er schreibt ihm dieselbe Funktion wie den Reservestoffen zu, wofür nach seiner Ansicht namentlich zwei Gründe maßgebend sind: erstens, daß der Milchsaft unter denselben Verhältnissen schwindet, unter denen im allgemeinen die Reservestoffe von der Pflanze verbraucht werden; zweitens, daß in den Keimpflanzen von *Tragopogon* außer dem Milchsaft angeblich kein Reservematerial vorhanden ist.

In direktem Widerspruch mit den Faivre'schen Ergebnissen stehen Versuche, welche A. Leblois in Van Tieghems Laboratorium an der *Tragopogon* sehr nahe verwandten Cichoriacee *Scorzonera hispanica* angestellt hat. Sie hat Samen dieser Pflanze unter normalen Bedingungen und bei Lichtabschluß keimen lassen und konnte in keinem Falle eine erhebliche Abnahme des Milchsafts konstatieren; es zeigte sich im Gegenteil in beiden Kulturen deutlich eine Zunahme. Aus den Keimblättern der vier Wochen verdunkelten Exemplare floß noch Milchsaft in normaler Menge aus, erst wenn Anzeichen des Absterbens eintraten, verschwand er, was jedoch in gleicher Weise für Pflanzen gilt, welche sich bei Licht entwickelt hatten. Zu anderen Versuchen verwandte A. Leblois Pflänzchen, die bei Licht gekeimt hatten, verdunkelte sie und schloß außerdem von Anfang an die Aufnahme von Nährsalzen aus, indem sie die Keimlinge in Sandboden kultivierte und nur mit destilliertem Wasser begoß. Sehr bald trat ein Etiolieren ein, die Pflanzen enthielten aber selbst dann noch sehr viel Milchsaft, als die Keimblätter zu vertrocknen begannen. Daraus schließt die Verf.¹⁾: „Les expériences que nous avons faites, nous semblent démontrer que dans les conditions où nous nous sommes placée, le latex était un produit de sécrétion et non de réserve.“

Ich selbst habe in ganz ähnlicher Weise Versuche mit *Tragopogon floccosus*, *Campanula medium*, *Vincetoxicum nigrum* und *Chelidonium majus* angestellt. Die Samen wurden in Gartenerde gesät und unter Lichtabschluß zum Keimen gebracht. Die etiolierten, äußerst schwächtigen Keimpflanzen enthielten noch kurz vor ihrem Verfall

1) a. a. O. pag. 314.

schiedene Verhalten in der sich entwickelnden und der ausgebildeten Pflanze veranlaßt Schullerus, den Milchsaft „in seiner Totalität“ als Nährmaterial anzusehen, „welches wieder in den Stoffwechsel der Pflanze eintreten, in die Zellen eindringen kann, wie es aus den Zellen in die Milchsaftschläuche eingedrungen war“. Eine weitere Bestätigung seiner Ansicht erblickt Schullerus in folgenden Kulturversuchen: Samen von *Euphorbia Lathyris* wurden in gewöhnliche Walderde gesät und teils unter normalen Bedingungen (Zimmertemperatur, diffuses Licht etc.) belassen, zum Teil verdunkelt, zum Teil in einen Behälter mit kohlensäurefreier Luft gebracht. Nach etwa fünf Tagen begann die Keimung. Bis zum Verbrauch des Endosperms zeigten sich in der Beschaffenheit des Milchsafts der Pflanzen aller drei Kulturen keine Verschiedenheiten. Solche machten sich aber in den folgenden Entwicklungsstadien geltend. Kurz nachdem die letzten Endospermreste verbraucht waren, trat in allen drei Kulturen ein kurzer Stillstand in der Entwicklung ein; der ursprüngliche, einer fetten Kuhmilch gleichende Milchsaft hatte in diesem Stadium das Ansehen einer bläulich schimmernden, mageren Milch. Schullerus gibt an, daß von gleichgroßen, normalen und verdunkelten Pflänzchen der bezeichneten Entwicklungsphase (des durch den Lichtabschluß beschleunigten Wachstums wegen muß man von diesen jüngere Exemplare nehmen), letztere einen an „plasmatischer Substanz“, Fett und Stärke ärmeren Milchsaft aufweisen, dagegen viel Gerbsäure und namentlich Kristalle von apfelsaurem Kalk enthielten. Während nun die in kohlensäurefreier Luft und im Dunkeln befindlichen Pflanzen allmählich ihrem Tode entgegeneilten, der drei bis vier Wochen nach Beginn der Keimung eintrat, begannen die normalen Pflanzen auf Kosten der selbstbereiteten Assimilate zu wachsen; der Milchsaft in ihnen zeigte bald wieder seine alte, glänzende Färbung, ein Kennzeichen seines Substanzreichtums. Die Untersuchung der unter abnormen Bedingungen kultivierten Pflanzen wurde erst vorgenommen, nachdem sie verhungert waren. Der Milchsaft war niemals ganz verschwunden, besonders im Stengel nicht, auch Stärke war immer nachzuweisen, die Körner zeigten jedoch eine unregelmäßige Form, waren „entweder ungemein lang und schmal, oder in der Mitte dicker mit scharf zugespitzten Enden, Erscheinungen, welche auf deren Lösung deuteten“. Besonders gering waren die Milchsaftmengen in den im Gewächshaus (Durchschnittstemperatur 20 °) bei Lichtabschluß gezogenen, sehr stark verlängerten, etiolierten Keimlingen, welche in einzelnen Fällen erst sechs Wochen nach dem

achtet gelassen. In erster Linie ist das die Möglichkeit, daß die Abnahme der nährenden Bestandteile des Milchsaftes auch in deren Verwendung in den Milchröhren selbst, sei es zur Plasma- oder Membranbildung oder zur Regeneration des Saftes, ihren Grund haben kann.¹⁾ Zweitens ist zu beachten, daß in den Dunkelkulturen durch das gesteigerte Wachstum der Keimlinge das Volumen der Milchröhren ganz beträchtlich (nach meinen Messungen oft nach Verbrauch des Endosperms um das Drei- bis Vierfache) vergrößert wird. Unterbleibt dann von dem Augenblicke an, in dem das Endosperm erschöpft ist, eine ergiebige Neubildung von Milchsaft — was bei Ausschluss der Assimilation und der dadurch herbeigeführten gesteigerten Ansprüche an die Gewebereserven sehr wohl möglich ist —, so muß sich der vorhandene auf einen viel größeren Raum verteilen, und da sich infolge der vorhandenen osmotisch wirksamen Substanzen²⁾ die Milchröhren immer bis zu einer gewissen Turgorgrenze mit Wasser füllen werden, so ist leicht einzusehen, daß beim Anzapfen der Milchsaft eine sehr dünnflüssige Beschaffenheit haben kann, ohne daß die absolute Menge seiner in Lösung und Emulsion befindlichen Bestandteile sich vermehrt zu haben braucht. Ein dritter Punkt, auf den ich hier hinweisen muß, ist der, daß in den Milchröhren wie in allen lebenden Zellen eine Eiweißzersetzung und Atmung stattfindet. Ist die Kohlensäureassimilation ausgeschlossen, so wird der durch die Atmung bedingte Verlust an Kohlehydraten nicht wieder von aussen ersetzt werden können. Selbst in dem gedachten Falle, daß die Milchröhren während der Versuchszeit keine Volumzunahme durch Wachstum und von aussen keine Stoffzufuhr erführen, könnte also allein aus diesem Grunde ein Substanzverlust ihres Inhalts eintreten. Allerdings wird die quantitative Beeinflussung des Milchsaftes durch die Atmung im allgemeinen nur gering sein, doch wird man sie bei Versuchen mit hungernden Keimlingen, die sich auf sechs Wochen bis zwei Monate erstrecken (vgl. Schullerus a. a. O. pag. 70), nicht ohne weiteres vernachlässigen können. Schließlich muß ich noch erwähnen, daß auch bei den Euphorbien die weiße Färbung des Milchsaftes in erster Linie von den darin suspendierten Kautschukkügelchen herrührt. Wenn daher Schullerus diese Erschei-

1) Auf diesen Punkt werde ich unten pag. 159 ff. ausführlicher zu sprechen kommen.

2) Ich bestimmte den Turgordruck des Milchsaftes verschiedener, kräftig gewachsener Euphorbien nach der von de Vries (Pringsh. Jahrb XIV. 1884) angegebenen plasmolytischen Methode zu 9—12 Atmosphären, je nach den verschiedenen Arten.

Körner liefs sich kein Unterschied feststellen: regelmässig rechteckige und an den Enden etwas zugespitzte Körner waren im Milchsaft beider Pflanzen ungefähr in gleichem Mengenverhältnis enthalten.

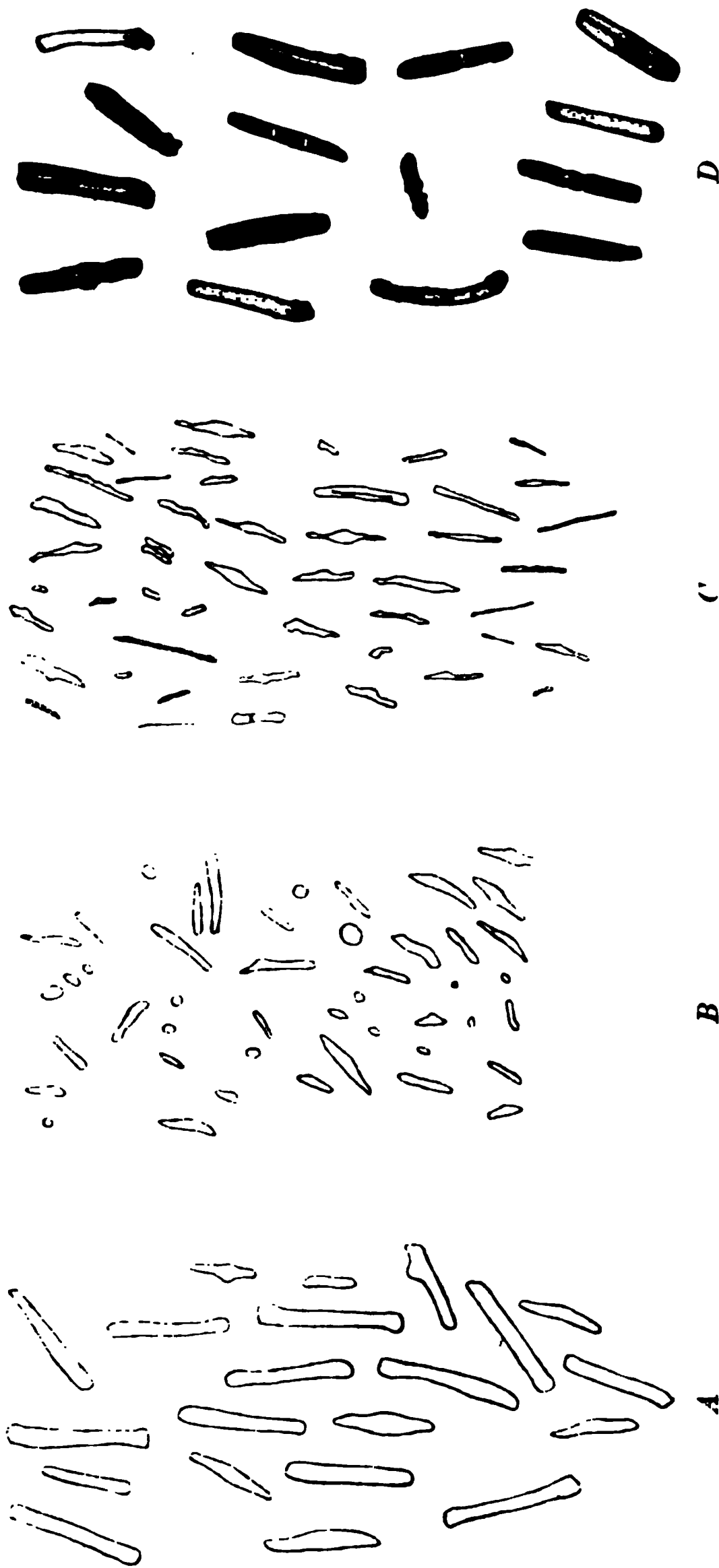


Fig. 1. A Stärkekörner des Milchsafts von *Euphorbia Lathyris* im normalen Zustande. — B Dieselben, in Bildung begriffen, aus einem jungen Blatt. — C Dieselben, in abgeschmolzenem Zustande. — D Dieselben, künstlich durch Malsdiastase corrodirt. Die hellen Partieen repräsentieren die nicht angegriffene, durch Jod sich nicht bläuernde

Grundmasse.

Um über die ernährungsphysiologische Bedeutung eventuell etwas aussagen zu können, kontrollierte ich regelmässig auch den Stärke-

Daneben waren auch viele normale Körner vorhanden, die namentlich in den unteren Stengelpartien an Zahl überwogen. Eine ebenfalls 28 Tage alte, 13,5 cm lange, im Dunkeln kultivierte Keimpflanze von *Euphorbia heterophylla*, die in allen Teilen abgestorben war, erwies sich mit Ausnahme der kurzen Zone stärksten Wachstums als total stärkefrei bis auf die Milchröhren, in welchen eine beträchtliche Menge meist kleiner, abgeschmolzener Stärkekörner zu sehen waren. Noch andere, ähnliche Versuche an *Euphorbia Lathyris* führten mich zu demselben Ergebnis. Kurz vor dem völligen Absterben, nachdem einzelne Teile der Pflanze schon sehr schlaff geworden waren und einzutrocknen begannen, liefs die Milchsafstärke Anzeichen von Corrosion erkennen. Ist sie, was nicht ausgeschlossen, aber auch nicht bewiesen ist, in diesen Fällen tatsächlich für das übrige Gewebe verwendet worden, so ist zu bedenken, dafs ihr Verbrauch mit demjenigen der in den Geweben gespeicherten Stärke durchaus nicht gleichen Schritt hält, sondern dafs sie erst angegriffen wird, nachdem sämtliches Reservematerial, das der Pflanze zur Verarbeitung zu Gebote steht, erschöpft ist.¹⁾ In der völlig vertrockneten Pflanze lassen sich in den Milchröhren immer noch Stärkekörner in erheblicher Menge nachweisen.

Man wird angesichts dieser Tatsachen schwerlich behaupten können, die Milchröhren seien Behälter plastischer Stoffe und spielten für den Stoffwechsel der Pflanze eine wichtige Rolle; denn wenn das

vor. Denn erstens konnte ich nach 12tägiger Einwirkung von Eisessig nicht die geringste Formveränderung der Stärkekörner feststellen, zweitens treten die charakteristischen, durch Diastase hervorgerufenen Corrosionserscheinungen erst nach einigen Tagen auf (bei Zimmertemperatur). Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dafs ich bei Einwirkung von Apfelsäure ganz dieselben schmalen, abgeschmolzenen Formen der Stärkekörner erhielt, die ich auch im Milchsaft unter gewissen oben beschriebenen Bedingungen beobachtete. Da nun bekanntlich apfelsaurer Kalk im Milchsaft der Euphorbien reichlich vorhanden ist, so liegt es sehr nahe, das Auftreten dieser Substanz mit der Corrosion der Milchsafstärke in Zusammenhang zu bringen.

1) Wie erwähnt, verschwindet die Gewebestärke unter diesen Versuchsbedingungen nicht vollständig, sondern es bleibt in der Zone stärksten Wachstums immer eine kleine Menge zurück — ein Verhalten, für das sich übrigens viele Analogien anführen liessen. Der Grund hierfür liegt vielleicht darin, dafs die Wurzeln dieser etiolierten Pflanzen sich nur schwach entwickeln und meist zuerst Absterbeerscheinungen zeigen. Dadurch wird die Zufuhr von Nitraten, Sulfaten und Phosphaten eine ungenügende, was eine Verhinderung der Eiweifsbildung zur Folge hat, und die abgelagerten Kohlehydrate können somit nicht zu dieser Synthese verwendet werden.

wirklich ihre Hauptfunktion wäre, dann würde nicht einzusehen sein, weshalb ihre Nährsubstanzen erst in den Zeiten der allergrößten Not, wie sie unter normalen Verhältnissen nicht eintritt, von der Pflanze angegriffen werden.

Dieses sehr resistente Verhalten der Milchsafstärke demonstrieren noch andere Versuche. Ich entnahm kleine Keimpflanzen von *Euphorbia Lathyris* und *heterophylla*, die im Dunkeln gekeimt hatten, der Erde und brachte sie nach sorgfältigem Abspülen in eine Kristallisierschale zwischen feuchtes Fließpapier, nachdem ich vorher das noch in großer Menge vorhandene Nährgewebe entfernt hatte. Sie blieben weiter verdunkelt. Andere, gleich große Exemplare kultivierte ich zur Kontrolle unter gleichen Bedingungen, beliefs ihnen aber das Endosperm. Dieselbe Versuchsanstellung wurde wiederholt mit Pflanzen, welche bei Licht gekeimt hatten; nur wurden diese auch weiterhin dem Lichte ausgesetzt. Folgende Tabellen mögen zur Veranschaulichung der Versuche dienen.

1. Dunkelkultur mit Keimpflanzen ohne Endosperm.

Pflanze	Beginn des Versuchs; Entfernung des Endosperms	Länge der Pflanze am Beginn des Versuchs	Tag der Untersuchung	Länge der Pflanze am Tag der Untersuchung	Längenzunahme der Pflanze während d. Dauer des Versuchs
1. Euph. Lathyris	10. I.	4,8 cm	17. I.	10,3 cm	5,5 cm
2. " "	10. I.	4,1	17. I.	9,7	5,6
3. " "	10. I.	5,7	21. I.	14,8	9,1
4. " "	31. XII.	6,5	12. I.	12,3	5,8

2. Dunkelkultur. Das Nährgewebe wurde nicht entfernt.

5. Euph. Lathyris	10. I.	4,8 cm	17. I.	10,9 cm	6,1 cm
6. " "	10. I.	6,4	17. I.	13,4	7,0
7. " "	10. I.	5,7	21. I.	13,8	8,1
8. " "	2. I.	9,0	12. I.	13,2	4,2

3. Kultur bei normaler Belichtung mit Pflanzen ohne Nährgewebe.

9. E. Lathyris	10. I.	4,3 cm	17. I.	8,5 cm	4,2 cm
10. " "	10. I.	4,0	21. I.	10,5	6,5
11. E. heterophylla	31. XII.	6,8	6. I.	7,6	1,3

4. Kultur bei normaler Belichtung. Das Nährgewebe wurde nicht entfernt.

12. E. Lathyris	10. I.	4,7 cm	17. I.	10,0 cm	5,3 cm
13. E. heterophylla	3. I.	6,1	6. I.	8,0	1,9

Als allgemeines Ergebnis der Versuche liest man zunächst aus den Tabellen ab, daß, wie ganz natürlich ist, die Pflanzen mit Endosperm in gleicher Zeit durchschnittlich etwas mehr gewachsen waren. Die Untersuchung geschah immer, während die Pflanzen noch lebensfrisch und turgescent waren, nur die Hauptwurzel war zuweilen in ihrem unteren Teile angefault. Das Resultat läßt sich kurz folgendermaßen zusammenfassen: diejenigen Keimpflanzen, deren Nährgewebe entfernt war, belichtete wie verdunkelte, waren mit Ausnahme der Milchröhren, der Schließzellen, der Spaltöffnungen und der die Krümmung einnehmenden Zone stärksten Wachstums vollkommen stärkefrei; nur in einzelnen Fällen enthielt noch die Endodermis wenige Stärkekörner, in der sich ja bekanntlich ganz allgemein das Reservematerial am längsten erhält. Von den Kulturen II und IV wurden einige Pflanzen nach eben vollendeter Ausbeutung des Endosperms untersucht; der Stärkegehalt des Stengels und der Keimblätter war zwar kein sehr großer, doch enthielten sowohl Rinde als auch das Mesenchymgewebe der Blätter Stärkekörner in mässiiger Verteilung. Andere, welche noch vor Verbrauch des Endosperms auf ihren Stärkegehalt geprüft wurden, wiesen einen ganz beträchtlich höheren auf. Der Milchsafft enthielt in allen Kulturen ungemein viel Stärke und es liefs sich weder in bezug auf Menge noch auf Form der Körner ein Unterschied erkennen. In seiner sonstigen Beschaffenheit waren ebenfalls keine auffälligen Verschiedenheiten zu konstatieren, nur war die absolute Menge des beim Durchschneiden des Stengels hervorquellenden Saftes bei den Pflanzen, welche während der Versuchsdauer ohne Nährgewebe vegetiert hatten, im allgemeinen etwas geringer und seine Farbe etwas blasser als die des Milchsaffts der mit Nährgewebe versehenen Pflanzen, was unter Berücksichtigung der oben erörterten Punkte nicht wundernehmen kann. Das angegebene Verhalten wurde namentlich durch einen Vergleich der Keimpflanzen 11 und 13 sehr gut demonstriert. Bei beiden war der Milchsafft äußerst stärkereich, das übrige Gewebe zeigte dagegen sehr große Abweichungen in dieser Hinsicht: Rinde und namentlich Keimblätter von 13 wiesen einen sehr hohen Gehalt an Stärke auf, in 11 war daselbst kein Korn zu finden. Nur die Zone stärksten Wachstums enthielt etwas. Um über die gewonnenen Resultate etwas aussagen zu können, galt es nun noch, die Versuchspflanzen mit solchen zu vergleichen, welche in Topfkulturen teils bei Licht, teils im Dunkeln aufgewachsen waren und dieselbe Größe besaßen wie diese. Auch hier liefs sich im

Bisher ist es mir nicht gelungen, die Milchsafstärke zum Verschwinden zu bringen. Die hungernden Keimpflanzen enthalten bis zu ihrem Tode eine reiche Menge, allerdings beobachtet man dann, wie wir sahen, durchgehends dünnere, etwas abgeschmolzene Körner. Hieraus schliessen zu wollen, daß der Milchsaft ein wichtiger Bildungssaft sei, erscheint mir, wie gesagt, aus mehrfach betonten Gründen nichts weniger als berechtigt.

Unter Berücksichtigung all dieser Umstände kann meiner Ansicht nach die Annahme, daß die Stärke des Milchsaftes dazu da sei, den anderen Geweben zur Nahrung zu dienen, kaum noch Anspruch auf Wahrscheinlichkeit erheben. Ich möchte vielmehr zu der Annahme neigen, daß sie in den Milchröhren selbst Verwendung findet. Diese Ansicht hält auch de Vries für wahrscheinlich, ohne jedoch Gründe dafür oder dawider geltend zu machen. Treub¹⁾ kommt zwar bei seinen Versuchen zu anderen Resultaten, ich möchte jedoch ihre absolute Beweiskraft noch nicht als außer Zweifel stehend betrachten. Er verdunkelte Teile von Keimblättern, des epicotylen und hypocotylen Gliedes von *Euphorbia trigona*-Keimlingen durch Stanniolbelege drei, in den meisten Fällen sogar vier bis fünf Wochen lang. Die betreffenden Pflanzenteile waren dann natürlich völlig etioliert und stärkefrei; das gilt auch für die Endauszweigungen der Milchröhren, deren Hauptstämme aber im allgemeinen sehr viel Stärkekörner enthielten. In einem Falle zeigten sich in den an die Milchröhren grenzenden (wahrscheinlich dem Leitparenchym angehörigen) Zellen des verdunkelten epicotylen Gliedes Spuren von Stärke. Aus dem System der Milchröhren war sie nie zum Verschwinden zu bringen. Schon die lange Versuchsdauer läßt die Schlussfolgerung, daß die Stärke höchst wahrscheinlich den anderen Geweben zur Nahrung dient, etwas zweifelhaft erscheinen. Jedenfalls ist für die Entscheidung der Frage, ob der Milchsaft ein typischer Nährsaft ist oder ob die in ihm enthaltene Stärke in den Milchröhren selbst verwandt wird, durch Treub's Untersuchungen nichts gewonnen. Das gibt Treub auch selbst zu, er bezeichnet jedoch die letztere Möglichkeit aus nicht näher präzisierten Gründen als unwahrscheinlich.

In betreff der Schullerus'schen Versuche muß ich noch bemerken, daß auch ich einjährige Pflanzen von *Euphorbia Lathyris* im Winter auf ihren Milchsaftgehalt geprüft habe. Eine Untersuchung zeigte, daß Pflanzen, welche mehrere Tage lang im Freien starker

1) M. Treub, Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes. Ann. du jardin de Buitenzorg III, 1883, pag. 87 ff.

zwölftägiger Verdunkelung, als die Pflanzen schon zu vergilben begannen, feststellen. Ich habe die Schimper'schen Versuche mit *Euphorbia Lathyris*, *heterophylla*, *calendulacea*, *cyparissias* und *helioscopia* mehrfach wiederholt und gefunden, daß bei den drei erstgenannten Arten selbst nach 14-, bei einer grossen *Euphorbia Lathyris*-Pflanze sogar nach 22tägiger Verdunkelung, als die Blattspitzen schon zu vertrocknen begannen, keine Unterschiede im Stärkegehalt des Milchsafte zu erkennen waren. Stengel von *Euphorbia verrucosa* und *epithymioides* verdunkelte ich selbst so lange, bis die meisten Blätter vergilbt waren und abfielen. Inzwischen waren Seitenknospen zu langen, etiolierten Sprossen ausgetrieben. Eine Untersuchung ergab, daß sowohl die Blätter dieser letzteren als auch die vergilbten Blätter in den Milchröhren eine reiche Menge normaler Stärkekörner führten, während sich das übrige Gewebe (mit Ausnahme der Schließzellen der Spaltöffnungen) als stärkefrei erwies. Daraus läßt sich schon auf eine gewisse Unabhängigkeit im Verhalten der Milchsafstärke gegenüber der Gewebestärke schließen.

Nun hat Schimper aber weiterhin nachgewiesen — und dieser Punkt ist für die hier erörterte Frage besonders wichtig —, daß die Ableitung der Gewebestärke aus den Blättern der Euphorbien in ganz derselben Weise vor sich geht, wie bei anderen nicht milchenden Pflanzen; er hat gezeigt, daß sich in diesem Falle eine Anreicherung dieser Stärke in den den Milchröhren direkt anliegenden Parenchymzellen, die ein Übertreten derselben von ersteren in letztere wahrscheinlich machen würde, nicht nachweisen läßt. Ich habe seine Versuche wiederholt und kann hier davon absehen, die meinigen mitzuteilen, da sie eine volle Bestätigung der Schimper'schen enthalten. Danach ist nicht zu zweifeln, daß die Milchröhren der Euphorbien bei der Ableitung der Kohlehydrate keine wesentliche Rolle spielen. Die Annahme also, daß die Stärke durch Vermittlung der Milchröhren aus den Blättern und, wenn diese erschöpft sind, etwa aus dem Stengel und der Wurzel den jungen, wachsenden Geweben zugeleitet wird, kann danach kaum noch hohen Anspruch auf Wahrscheinlichkeit erheben. Übrigens müßte man, gesetzt, die Verhältnisse lägen so, wie es die eben erwähnte Ansicht will, kurz nach der Verdunkelung in den Milchröhren der Blätter eine Anreicherung von Stärke wahrnehmen können — was keineswegs der Fall ist —, es sei denn, daß in den Milchröhren eine so schnelle Zirkulation stattfinde, daß diese Anreicherung sich nicht nachweisen liesse. Aber schon der emulsive Charakter des Milchsafte spricht dafür, daß

angesehen werden kann. Da nun andere Nährstoffe im Milchsafte der Euphorbien nur in sehr geringer Menge vorhanden sind, so wird man mit einiger Berechtigung den weiteren Schluss ziehen können, daß die Leitung oder Speicherung plastischer Stoffe nicht die Hauptfunktion der Milchröhren sein kann, sondern höchstens in geringem Grade in Betracht kommt.

Die anderen milchsaftführenden Pflanzen sind leider wegen des Mangels der Stärke in den Milchröhren weit weniger günstige Versuchsobjekte. Immerhin dürfte aus den pag. 137 und 143 ff. mitgeteilten Versuchen so viel hervorgehen, daß sich diese Folgerung bis zu einem gewissen Grade schon jetzt verallgemeinern läßt.

Die bisher angeführten Tatsachen haben die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Milchsaftstärke nur in negativem Sinne zu entscheiden vermocht. Man fragt sich unwillkürlich weiter, ob sich nicht positive Belege für eine eventuelle Funktion derselben beibringen lassen. Nach Ausfall der Verdunkelungsversuche mit größeren Pflanzen und der Keimlingskulturen bleibt eigentlich nur noch die eine schon angedeutete Möglichkeit, daß sie nämlich den Milchröhren selbst als Nährmaterial dient. Man könnte vielleicht noch daran denken, daß die Stärkekörner zur Verrichtung irgend einer mechanischen Funktion da sind, oder daß ihre Bedeutung darin liegt, im ausgetretenen Milchsaft einen dem Wundverschluss nützlichen Stoff (etwa Wundgummi) zu bilden. Doch hat sich letztere Annahme durch das Experiment nicht bestätigen lassen und was erstere betrifft, so möchte ich ihr wenig Wahrscheinlichkeit beimessen; mechanische Bedeutung wird man höchstens als nebensächliche Funktion der Stärkekörner des Milchsafts betrachten können.

Um nun zu erfahren, ob die Milchsaftstärke in den Milchröhren selbst verwendet wird, habe ich mehrere große Versuchsreihen angestellt. Es sind, wie leicht ersichtlich, hier drei Fälle möglich: Entweder dient die Stärke direkt oder indirekt zur Bildung bzw. Regeneration der im Milchsaft gelösten oder suspendierten organischen Substanzen, oder sie wird zur Neubildung von Plasma und der Membran der Milchröhren beim Wachstum derselben verwandt, oder endlich sie ist zur Wiederersetzung der in den Milchsaftzellen veratmeten Substanz da. Natürlich können ihr mehrere dieser Funktionen zugleich zukommen. Um die etwa stattfindende Verwendung für die Regeneration des Milchsafts zu konstatieren, stellte ich mehrere umfassende Versuche an. Zunächst wurden größere Pflanzen von *Euphorbia Lathyris*, *calendulacea*, *heterophylla*, *Peplus* und *helioscopia*

verdunkelt, ohne, wie gesagt, die Milchsafstärke zum Corrodieren zu bringen. In dieser relativ langen Zeit ist nun sicher der durch Atmung bedingte Substanzverlust ganz erheblich, so daß man es an der Milchsafstärke erkennen müßte, wenn sie dazu da wäre, ihn zu kompensieren. Nun kann man allerdings beobachten, daß an Pflanzen, die mehrere Tage unter Lichtabschluß oder bei schwacher Beleuchtung konstanten Temperaturen von 25 oder 30° ausgesetzt waren, die Stärkekörner des Milchsaftes eine auffallend schmale Gestalt bekommen. Dies ohne weiteres mit der Tatsache in Zusammenhang zu bringen, daß infolge der hohen Temperatur die Atmung wesentlich gesteigert wird und damit, da die Assimilation ganz oder teilweise ausgeschlossen ist, ein größerer Substanzverlust verbunden ist, und weiter zu schließen, daß die Stärke herangezogen werde, diesen Verlust in den Milchröhren selbst oder in den anderen Geweben zu decken, ist aber durchaus nicht statthaft. Die hohe Temperatur kann noch die verschiedensten anderen Wirkungen haben, die eine Stärkcorrosion im Milchsaft bedingen; sie könnte z. B. einfach das Abschmelzen der Körner begünstigen, indem sie auf das Agens dieses Prozesses als beschleunigender Reiz wirkt, während der gebildete Zucker im Milchsaft gelöst bleibt usw. Von einer Diskussion dieser Tatsache kann hier um so eher abgesehen werden, als es sich um Temperaturbedingungen handelt, die im normalen Leben der Pflanze nie verwirklicht werden. Unter normalen Temperaturverhältnissen, bei Veränderung der Ernährungsbedingungen der Pflanze ist jedenfalls dieses Resultat nicht zu erzielen.

Ob nun endlich die Milchsafstärke dazu da ist, beim Wachstum der Milchröhren Verwendung zu finden, darüber läßt sich vorläufig ebensowenig etwas Sicheres sagen. Es dürfte nicht leicht sein, in dieser Richtung exakte Versuche anzustellen. Die Einzelligkeit der Euphorbia-Milchröhren, die starke Membran derselben und ihr schnelles Hineinwachsen und Verzweigen in sich anlegenden Organen, ferner die Neubildung der Membran nach Verletzungen, wären vielleicht Momente, die man zugunsten dieser Annahme anführen könnte. In Einklang damit steht auch die Beobachtung Treubs¹⁾, daß in stark hungernden Blättern die Milchröhren an den Endauszweigungen weniger oder keine Stärke aufweisen, während die Hauptstämme stärkereich sind. Doch alles das genügt bei weitem nicht, irgendwelche Entscheidung zu treffen. Die Frage nach der Bedeutung der Milchsafstärke der Euphorbien muß also noch als eine offene be-

1) Treub a. a. O.

auch aus solchen, deren Angehörige keinen Milchsafte führen. Da über die Topographie des Milchröhrensystems mehrere ausführliche Arbeiten vorliegen,¹⁾ so kann ich mich hier darauf beschränken nur das mitzuteilen, was zur Kennzeichnung des relativen Mengenverhältnisses von Sieb- und Milchröhren erforderlich ist. Es bedarf ferner wohl keiner Erwähnung, daß bei weitem nicht alle der untersuchten Pflanzen hier eine Besprechung finden können.

Es wurde ausschließlich Alkoholmaterial zur Untersuchung verwendet. Zum Nachweis der Callussubstanz in den Siebplatten gebrauchte ich mit sehr gutem Erfolg die von Strasburger²⁾ angegebene Corallinsoda. In den Fällen, in denen es sich um Differenzierung der einzelnen Gewebearten resp. Membransubstanzen handelte, leistete das sog. Genfer Reagens (Chodat), ein Gemisch von 1 Teil Chrysoidin und 1 Teil Kongorot auf 100 Teile Wasser, das durch Zusatz von etwas Ammoniak alkalisch gemacht worden ist, gute Dienste.

Am Schlusse dieses Abschnitts wird noch mit wenig Worten auf die von Haberlandt u. a. auf Grund anatomischer Tatsachen angenommene Funktion der Milchröhren als Ableitungsorgane der Assimilate (Vertreter des Leitparenchyms) einzugehen sein.

1. Pflanzen mit ungegliederten Milchröhren.

a) Euphorbiaceen.

Unter den einheimischen Pflanzen sind die Euphorbien diejenigen, welche am stärksten milchen. Demgemäß besitzen sie ein reich verzweigtes System meist sehr weitlumiger Milchröhren. Das gilt in gleichem Masse für die succulenten Formen wie für die anderen. In der Ausbildung des Siebröhrensystems machen sich dagegen deutliche Verschiedenheiten bemerkbar: es ist bei den Succulenten stark reduziert, was nach Analogie mit den Crassulaceen u. a. zu erwarten ist, bei den nicht fleischigen Formen aber ganz typisch ausgebildet. Auch die Wurzel zeigt in Hinsicht auf die hier zu behandelnde Frage keine Besonderheiten und in der Tat finden sich in der Literatur die Euphorbiaceen nirgends als Beispiele für eine kompensatorische Ausbildung von Sieb- und Milchröhrensystem angeführt. Zur Erläuterung des Gesagten mögen einige spezielle Befunde angeführt werden.

1) Siehe Hanstein, Die Milchsaftegefäße etc., Berlin 1864; Trécul, Études sur les laticifères (Ann. sc. nat. 5^{me} série Tom. V 1865); ferner die zusammenfassenden Darstellungen in De Bary, Vergl. Anat. pag. 447 ff., und Solmscher, Syst. Anat. der Dicot. 1899.

2) Strasburger, Botan. Praktikum 4. Aufl. 1902 pag. 197 und 661.

geben. Die Milchröhren finden sich in der primären Rinde und im Siebteil, sind nicht sehr weit und nicht sehr zahlreich. Wesentlich anders als der anatomische Bau des Stammes ist derjenige der jungen Zweige. Hier sind die wenigen, den einzelstehenden Gefäßbündeln angehörigen Gefässe die einzigen verholzten Zellen; die Bastfasern fehlen vollständig. Dagegen treten die Milchröhren in Rinde und Pericykel in grosser Menge auf; auch die Siebteile zeigen eine sehr reiche Entwicklung; ausser den den Xylemteilen gegenüberliegenden finden sich kleinere, denen nach innen kein Holzteil anliegt. Die Pfahlwurzel besteht der Hauptsache nach aus einem dicken Holzcylinder. Ausserhalb desselben sieht man viele zu Gruppen geordnete, weite Siebröhren. Milchröhren finden sich in der Rinde und im Leptom, sie sind nicht so zahlreich wie bei der folgenden, sonst ähnlich gebauten Pflanze, deren Siebröhren aber in der Wurzel auch an Menge überwiegen.

Euphorbia heterophylla (einjährig).

Der Stamm ist stark verholzt, die Rinde relativ dünn. Die zahlreichen Siebröhren, die zum Teil eine ansehnliche Weite besitzen, sind zu Gruppen vereinigt. In einigen Abständen von einander treten Solerenchymbündel auf, unter welchen das Siebröhrensystem besonders stark entwickelt ist. Die stark milchende Pflanze hat in der Rinde und im Pericykel viele, weite Milchröhren; im Mark fehlen sie. Die Wurzel gleicht im allgemeinen Bau der der vorigen Pflanze und zeigt die dort erwähnten Verschiedenheiten. Die Siebröhren sind von ansehnlicher Weite und stehen an Zahl hinter denen des Stengels kaum zurück.

Euphorbia Caput Medusae.

Die Äste dieser stark succulenten Pflanze enthalten in der Rinde ausserordentlich viele, weite und dickwandige Milchröhren. Die zu einem Kreise geordneten Gefäßbündel sind dagegen ausserordentlich schwächig; das Holz ist ebenso wie das Phloëm stark reduziert, die Siebröhren sind spärlich und eng. Dieses Verhalten darauf zurückzuführen, dass hier die Funktion der Siebröhren zum Teil von den Milchröhren übernommen würde, wäre absolut unbegründet, denn wir wissen, dass andere, nicht milchende Succulenten genau dieselbe Rückbildung der Fibrovasalstränge erkennen lassen, die als eine Folge des Baues und der Ernährungsweise dieser Pflanzen zu betrachten ist.

Mercurialis annua.

Diese Pflanze, welche beim Anschneiden keinen Milchsafte austreten lässt, ist ein besonders interessantes Vergleichsobjekt. Die Gefäßbündel des Stengels sind im Kreise angeordnet, die einzelnen Vasalteile tangential durch Brücken von Holzfasern verbunden. Das Phloëm findet sich nur gegenüber den Holzteilen und enthält viele, mässig weite Siebröhren. Die Wurzel besteht innen aus einem völlig verholzten Cylinder, der von einer dünnen, ringförmigen Siebröhrenzzone umgeben wird. Sie gleicht im Bau in vielen Punkten derjenigen von *Euph. calandulacea* und *heterophylla*, nur dass die Siebröhren durchgehends enger und nicht so zahlreich sind und sie keinen Milchsafte enthält. Die zu erwartende stärkere Ausbildung der Siebröhren ist also keineswegs nachweisbar.

Ein Vergleich mit der ebenfalls einjährigen *Euphorbia Peplus* zeigt im Bau des Stammes und der Wurzel eine ganz unverkennbare Ähnlichkeit; das gilt namentlich in bezug auf die quantitative Ausbildung des Siebröhrensystems. Trotzdem enthält die eine Pflanze reichlich Milchsafte, die andere keinen.

viele, weite Siebröhren, welche, nach Analogie mit anderen, nicht milchenden Pflanzen von ähnlichem Habitus zu schließen, der Stoffleitung bei weitem Genüge zu leisten imstande sind.

Rhazya orientalis.

Das intraxyläre Phloëm des Stengels ist stärker ausgebildet als das äussere und enthält folglich mehr Siebröhren. Ausserhalb des starken Bastrings und im Mark sind keine Milchröhren nachzuweisen; sie sind durchschnittlich ziemlich dünn. Eine bevorzugte Entwicklung des einen Systems auf Kosten des anderen läßt sich aber auch hier nicht erkennen. — Die Wurzel ist durch das Auftreten von interxylärem Phloëm neben extra- und intraxylärem charakterisiert. Überall finden sich weite Siebröhren, dagegen treten die hier weitlumigen Milchröhren nur innen und aussen vom Holzkörper auf, wenigstens habe ich sie im interxylären Leptom nicht nachweisen können. Sie sind den Siebröhren gegenüber in der Minderzahl. Wenn es sich nachweisen liesse, daß sie bei dieser Pflanze durch die Siebröhren funktionell entlastet werden, so würde also der anatomische Befund für diesen speziellen Fall nicht dagegen sprechen.

Vinca major.

Der äussere Siebteil ist im Stengel ungefähr ebenso stark wie der innere entwickelt. Es finden sich viele, in Anbetracht des dünnen Stengels ziemlich weite Siebröhren. Die Milchröhren sind eng und fehlen in Mark und Rinde; im Phloëm finden sich dagegen sehr viele, so daß von gegenseitigem Ersatz der Milch- und Siebröhren nicht gesprochen werden kann.

Asclepias tuberosa.

Im Aussen- und Innenleptom des Stengels treten Gruppen relativ weiter Siebröhren mit schmalen Geleitzellen auf. Das Lumen der Milchröhren, die ausserhalb der extraxylären Bastbündel und im Innenmark fehlen, sonst aber zahlreich sind, ist ebenfalls beträchtlich. — Die Wurzel ist sehr parenchymreich; die Mitte wird von einem verhältnismässig dünnen Centralcylinder gebildet. Zwischen Endodermis und Holzkörper liegt ein dünner Gewebering, welcher ziemlich viele Sieb- und Milchröhren (letztere im Phloëm und Pericykel) enthält. Eine gegenseitige Vertretung von Milch- und Siebröhren lassen die anatomischen Verhältnisse bei dieser Pflanze, sowie bei der ganz ähnlich gebauten *Asclepias syriaca* nicht erkennen.

Cynanchum nigrum

unterscheidet sich von den vorigen Pflanzen namentlich durch den mehr wässrigen, in geringerer Menge ausfliessenden Saft. Die Siebröhren sind in Innen- und Aussenphloëm reichlich vorhanden, die Milchröhren in Rinde und Mark nicht nachweisbar. Die Pflanze zeigt keine Besonderheiten, welche sie mit Rücksicht auf die hier zu behandelnde Frage interessant erscheinen liessen. Sieb- und Milchröhrensystem weisen ungefähr die gleiche Ausbildung auf.

Hoya carnosa.

Die Pflanze ist bekanntlich succulent und zeigt infolgedessen im Gefäßbündelsystem eine Reduktion. Jedoch ist zu berücksichtigen, daß sie Schlingpflanze ist und dieser Faktor der Rückbildung im Stengel entgegenstrebt, so daß dieselbe hier in nicht so ausgeprägtem Masse zutage tritt, wie es im allgemeinen für die Succulenten typisch ist. Wir finden aussen spärlichere Siebbündel als

neten Bastfaserbündeln findet sich ein rindenständiger Solereidenring. Einen ganz ähnlichen Bau weist der Stamm von *Maclura aurantiaca* auf. Man kann hier ebensowenig wie bei *Merus* ein Zurücktreten der Milchröhren gegenüber den Siebröhren oder umgekehrt feststellen.

2. Pflanzen mit gegliederten Milchröhren.

a) Campanulaceen.

Die Campanulaceen gehören, wie wir sahen, zu den von de Bary als Beispiel für das Vorkommen der gegenseitigen Vertretung von Milch- und Siebröhren zitierten Familien. Er gibt dieses Verhalten jedoch nur für die Wurzeln an, ohne die Anatomie der Stengel zu erwähnen. Diese bietet auch in der Tat gar keine Anhaltspunkte für obigen Satz. Aber auch für die Wurzeln läßt er sich, wie wir sehen werden, nicht verallgemeinern. Von den untersuchten Pflanzen seien folgende hier kurz besprochen:

Wahlenbergia Roylei.

Stengel: Die Bastzone bildet um den Holzkörper einen geschlossenen Ring, der aussen von der Stärkescheide umgeben wird. Die Milchgefäße haben hier eine etwas andere Anordnung als bei den unten zu besprechenden Campanula-Arten, indem sie im Phloëm verteilt sind, sie nähern sich jedoch dem allgemeinen Typus dadurch, daß im centralwärts gelegenen Leptom mehr vorkommen als weiter aussen. Isolierte Milchröhren in Mark und Rinde kommen ebensowenig wie bei den anderen Campanulaceen vor. Die Siebröhren sind hoch entwickelt, außerordentlich weit und lang. Auch die Milchgefäße sind reich ausgebildet; an Zahl stehen sie hinter den Siebröhren ein wenig zurück, doch legt dies Verhältnis keineswegs eine teilweise Vertretung der Milchröhren durch die Siebröhren nahe. Die Wurzel ist außerordentlich reich an Parenchym und dient der perennierenden Pflanze, deren oberirdische Teile im Winter vertrocknen, als Speichergewebe. Ihre Hauptstämme erreichen eine sehr beträchtliche Dicke. In dem grossen, intracambialen Teil des Centralcylinders liegen die relativ wenigen Gefäße, in radialer Richtung gestreckte Gruppen bildend. Aussen davon findet man, im Parenchym gelagert, Komplexe von breiten Sieb- und Milchröhren, die in konzentrischen Kreisen geordnet sind. Im Gegensatz zum Stengel überwiegen hier die Milchröhren an Zahl, doch macht das Siebröhrensystem durchaus keinen reduzierten Eindruck und ist in Anbetracht der parenchymatischen Natur der Wurzel¹⁾ ganz normal.

Platyodon grandiflorus.

Das ringförmige Leptom des Stengels ist von einem dicken Ring mechanischen Gewebes umgeben, die sehr zahlreichen Siebröhren sind darin ungefähr gleichmässig verteilt, während die Milchröhren fast nur in der dem Holze zugekehrten Hälfte des Phloëms vorkommen. Die Milchröhren sind weit, etwas weniger zahlreich als die Siebröhren. Dieses Verhältnis kehrt sich in der Wurzel um. De Bary gibt sogar an, im sekundären Baste daselbst gar keine Siebröhren

1) Vgl. hierüber die allgemeinen Bemerkungen auf pag. 179.

nicht, diese auf dem Längsschnitt mit voller Sicherheit zu erkennen, wenngleich ich auch nicht zweifle, daß sie als solche anzusprechen sind. Dies ist der einzige Fall, in dem ich das Vorhandensein von Siebröhren nicht mit Bestimmtheit behaupten kann. Nun läßt schon die starke Reduktion des Holzteils eine schwächere Ausbildung des Phloëms erwarten. Außerdem ist der stark fleischige Bau der Wurzel in Betracht zu ziehen, der, wie wir sehen werden, häufig eine Reduktion der Siebröhren zur Folge hat, beides Momente, die neben den physiologischen Tatsachen zu erwägen sind, ehe man die Milchröhren, die übrigens durchaus nicht eine besonders üppige Entwicklung aufweisen, als Vertreter der Siebröhren ansieht.

Im Anschluß an diese Pflanze möchte ich noch eine Bemerkung einschalten, die zwar mit der hier behandelten Frage nicht in direkter Beziehung steht, aber für später zu besprechende Tatsachen von einiger Wichtigkeit ist. Man sieht in nebenstehender Figur 2 einen Teil des Wurzelinneren in dem Querschnitt dargestellt, der vier isolierte Netzgefäße enthält. Das sonst gleichmäßige, großzellige Parenchym hat auffälligerweise in der Umgebung dieser Gefäße eine ganz andere Gestalt angenommen, die Streckungsrichtung der Zellen steht hier senkrecht auf der des Gefäßes. Man fragt sich unwillkürlich, ob man dieses Verhalten in demselben Sinne zu deuten hat wie gewisse bekannte, zuerst von Haberlandt für die Leitungsbahnen der Assimilate beschriebene Verhältnisse. Nun ist zwar bekannt, daß die Gefäße vielfach Zucker usw., oft sogar in beträchtlicher Menge in Lösung enthalten, der jedenfalls auf diesem Wege translociert wird (Blutungs-saft), doch weiß man das bisher nur von Holzpflanzen.¹⁾ Ich möchte deshalb kaum annehmen, daß diese Zellanordnung mit der Zuleitung organischer Substanzen zu den Gefäßen in Zusammenhang zu bringen ist, glaube vielmehr, daß man richtiger geht, wenn man entwicklungsmechanischen Momenten die Veranlassung zu ihrer Bildung zuschreibt. Angeführt wurde dieser Fall hier nur, um zu zeigen, wie vorsichtig man mit der physiologischen Deutung anatomischer Befunde sein muß, und daß man, wenn sich gezeigt hat, daß sich gewisse physiologische Funktionen im anatomischen Bau zu erkennen geben, keinesfalls ohne weitere Prüfung der Tatsachen berechtigt ist, umgekehrt aus dem anatomischen Bau auf die Funktion zu schließen.

Fig. 2. Einzelstehende Gefäße im Innern der Wurzel von *Campanula pyramidalis*. (Vergr. 50, Zeichenapp.)

b) Kompositen.

Diese Familie ist für die vorstehende Untersuchung besonders wichtig, weil Milchröhren nur der Gruppe der Cichoriaceen zukommen. Wir werden somit die Ausbildung des Siebteils bei den Pflanzen

1) Die Zellstreckung auf die Leitung von Wasser zurückzuführen, dafür gibt es weder in anatomischer Hinsicht Analogien, noch ist es vom physiologischen Standpunkt aus wahrscheinlich.

sind, daß man den Eindruck von bicollateralen Gefäßbündeln gewinnt. Im Pericykel ist ein Ring mächtiger weiter Milchröhren; dieselben kommen im Bast selbst nur vereinzelt vor und sind dort viel englumiger. Von letzterer Art finden sich auch welche in den intraxylären Phloënteilen, meist centralwärts an der Markgrenze gelegen. Die Siebröhren sind zwar dünn, aber zahlreich. Schon die Tatsache, daß hier trotz des reich entwickelten Milchröhrennetzes eine Überproduktion von Siebröhren im Mark stattgefunden hat, weist darauf hin, daß beide Organe sich in ihrer Funktion nicht ersetzen können. — Was endlich die Wurzel anbetrifft, so enthält sie einen dünnen Markcylinder und ist bedeutend reicher an Parenchym als die von *Lactuca Scariola*. Die schmalen, radial gestreckten Xylembündel sind in großzelligem Parenchym eingelagert, dessen Masse die der Holzelemente bei weitem übertrifft. Auch die sekundäre Rinde ist bedeutend breiter als bei voriger Art. Die Phloënteile bilden vom Cambium ausgehende, in das Parenchym ragende Gewebekomplexe, welche reich an weiten Siebröhren sind. Die Milchröhren, welche sich nur außerhalb des Cambiums finden (wie bei allen untersuchten Cichoriaceenwurzeln), treten entweder im Leptom als Begleiter der Siebröhren auf oder einzeln bzw. zu Gruppen vereinigt in der Rinde. Sie kommunizieren durch viele Queranastomosen. Ich habe nicht die Überzeugung gewinnen können, daß die Milchröhren hier, wie es de Bary angibt, die Siebröhren teilweise vertreten sollen. Zwar sind die Siebröhren nicht in übermäßiger Menge vorhanden, sie sind aber keineswegs spärlich und eng. Andererseits zeigen die Milchröhren im Vergleich zu anderen Cichoriaceenwurzeln durchaus keine abnorm hohe Entwicklung.

Cichorium Intybus.

Der Stengel ist ähnlich wie der der beiden eben beschriebenen Pflanzen gebaut; die Phloënteile, welche auf dem Querschnitt die Form einer halben Kreisfläche haben, ragen in Einbuchtungen der Holzkörper hinein und sind außen zunächst von mechanischem Gewebe umgeben, dessen periphere Grenze von der Schutzscheide durch eine einschichtige Zahl Milchröhren getrennt ist. Diese bilden somit einen, von außen gesehen, konvexen Halbkreis, der sich bis ans Cambium erstreckt und an seinen Enden meist durch eine kleine Gruppe von Milchröhren abgeschlossen wird. Außerdem kommen kleine von Milchröhren begleitete Sieb-
bündel vor, die nicht in den Holzkörper hineinragen. Im Phloëm selbst sind nur wenige Milchröhren. Ein Zurücktreten der Siebröhren gegenüber den Milchröhren liegt hier nicht vor. — Die Wurzel ist stark parenchymatisch und zeigt in ihrem Bau manche Ähnlichkeiten mit der von *Taraxacum officinale*, die unten zu besprechen sein wird; doch ist das Verhältnis mehr zugunsten der Siebröhren verschoben, die auch breiter sind. Man kann stark im Zweifel sein, ob man Milch- oder Siebröhren als die vorherrschenden Elemente betrachten soll. Jedenfalls wird man diesen Fall für die physiologische Hypothese nicht ins Feld führen können.

Cichorium Endivia.

Der parenchymreiche Centralcylinder des Stengels enthält Gefäßbündel von verschiedener Größe mit durchgehends schwach entwickeltem Holzteil. Sie sind innen und außen von Collenchym umgeben. Die Siebröhren sind reich entwickelt, von mittlerer Weite. Die Milchröhren umgeben wie gewöhnlich die Gefäßbündel außen. — In der Wurzel bilden die Xylemteile einen geschlossenen Cylinder, der arm an großzelligem Parenchym, dagegen sehr stark verholzt ist. In das außerhalb des Cambiums gelegene parenchymatische Gewebe sind viele

und ein an Gefäßen reiches Xylem. Sie ist nicht fleischig. Die Milchröhren finden sich im Pericykel, Phloëm und in der Rinde. Die zahlreichen Siebröhren sind zu Gruppen vereinigt. Für eine eventuelle physiologische Vertretung beider läßt sich aus dem anatomischen Befund nichts entnehmen.

β) Tubulifloren.

Als allgemeines Kriterium der untersuchten Pflanzen führe ich das Fehlen markständiger Gefäßbündel an, die bekanntlich bei den Tubulifloren weitaus seltener sind als bei den Cichoriaceen.

Melampodium rhomboides.

Der Stengel ähnelt in seinem Bau sehr dem von *Hieracium tomentosum*, doch ist der Holzteil schwächer. Das Phloëm zeigt im Vergleich zu *Hieracium* und der ebenfalls milchsaftführenden *Tolpis barbata*, die eine ganz ähnliche Achsenstruktur besitzt, keine Reduktion. Die Wurzel ist stark verholzt; nach aussen vom Cambium finden sich kleine, radial gestreckte Gruppen von Siebröhren mit Geleitzellen. Die Siebröhren sind nicht sehr breit und treten in viel geringerer Quantität als im Stengel auf.

Ageratum conyzoides.

Der Stengel enthält ein grobsezelliges Mark, ist aber ziemlich stark verholzt. Das Xylem hat an der peripheren Fläche Ausbuchtungen, in denen die auf dem Querschnitt langgestreckten, schmalen Bastteile, von Sclerenchym umgeben, liegen. Die Siebröhren haben nicht ganz dieselbe Weite wie die der vorigen Pflanze. Sie sind beispielsweise auch viel schmaler und weniger zahlreich als die von *Scolymus maculatus* und *Cichorium Endivia*. Die Wurzel ist holzig. Die zu Gruppen vereinigten Siebröhren sind hier ziemlich weit, ihr Gesamtquerschnitt jedoch viel kleiner als der im Stengel. Im Vergleich zu ähnlich gebauten Cichoriaceenwurzeln (*Lactuca Scariola*) zeigt die Pflanze keine besonders starke Ausbildung der Siebröhren.

Microlonchus tenellus.

Der Stengel ist nach dem allgemeinen Typus gebaut. Die Einbuchtungen sind tiefer als bei voriger Pflanze. Die Siebröhren sind zahlreich und weiter als die der beiden eben beschriebenen Pflanzen. Sie erreichen fast die Weite derjenigen von *Scolymus maculatus* (milchsaftreiche Liguliflore). Die Wurzel ist auch bei dieser Pflanze stark verholzt. Desgleichen zeigt sich hier die allgemein verbreitete Erscheinung, daß die Siebröhren an Zahl denen des Stengels nachstehen. Sie erreichen auch nicht dieselbe Weite. Im Bau gleicht diese Wurzel sehr der von *Hieracium tomentosum*, ohne daß bei letzterer Pflanze eine schwächere Ausbildung der Siebröhren hervorträte.

Centaurea axillaris.

Die Achsenstruktur des Stengels zeigt keine auffälligen Besonderheiten. Das mechanische Gewebe ist stark entwickelt. Die Siebröhren sind zahlreich und von mittlerer Weite (im Durchschnitt etwas schmaler als die von *Lactuca Scariola*); sie gleichen an Menge, auch an Durchmesser ungefähr denen von *Cichorium Intybus*. Die Wurzel ist sehr holzarm. Sie besteht der Hauptsache nach aus einem eigentümlichen Parenchymgewebe, dessen Zellen sich durch ganz ungleichmäßige Wandverdickungen auszeichnen. Gegenüber den einzelnen, schwachen

von de Bary als Beispiel für das Vorkommen einer spärlichen Ausbildung der Siebröhren zugunsten des reich entwickelten Milchröhrennetzes angeführt. Es läßt sich nicht bestreiten, daß gegenüber den beiden vorerwähnten Arten bei dieser die Siebröhren an Menge bedeutend zurücktreten, doch würde es den Tatsachen nicht ganz entsprechen, ihr Vorkommen als „sehr vereinzelt“ zu bezeichnen. Man findet nämlich ebenso in dem an das Holz aussen angrenzenden Parenchym Zellgruppen, welche sich auf dem Längsschnitt als typische weite Siebröhren mit Geleitzellen zu erkennen geben, nur sind diese Gruppen nicht so groß und zahlreich als bei den beiden vorigen Pflanzen. Besonders hervorzuheben ist nun, daß die Milchröhren keineswegs eine reichere Ausbildung erfahren als bei *Papaver bracteatum* und *strictum* und infolgedessen der Schluss, es träten in den Papaveraceenwurzeln die Siebröhren da zurück, wo das Milchröhrensystem üppiger entfaltet sei und umgekehrt, keine allgemeine Gültigkeit haben kann.

Papaver nudicaule.

Der ziemlich dünne Blütenstiel dieser Pflanze, der allein zur Untersuchung vorlag, enthält viele Gefäßbündel mit stark entwickeltem Siebteil, in welchem die ziemlich schmalen Milchröhren eingelagert sind. Die Siebröhren sind langgestreckt, etwas schmaler, aber zahlreicher als die Milchröhren.

Argemone mexicana.

Der Stengel ist reich an Gefäßbündeln. Deren stark entwickeltes Leptom enthält sehr viele, äußerst weite Siebröhren. Die Milchröhren sind im Bastteil unregelmäßig verteilt, ebenfalls weitleumig. Beide Organsysteme sind hoch ausgebildet, von gegenseitiger Vertretung ist nichts zu sehen. Die Wurzel steht in bezug auf Ausbildung des Siebteils nach de Bary mit *Papaver Rhoeas* auf einer Stufe. Wenngleich im einzelnen Verschiedenheiten bestehen, so ist jedenfalls nicht zu verkennen, daß sie im ganzen wenige, zu kleinen Gruppen geordnete Siebröhren enthält und in dieser Hinsicht *Papaver Rhoeas* sogar noch nachsteht. Auf dem Längsschnitt sieht man, daß diese weite Siebplatten haben und durchschnittlich länger sind als die der Papaverarten. Die Milchröhren sind, wie das bei den Papaveraceenwurzeln verbreitet ist, zu Gruppen geordnet. Obgleich sie ziemlich reich entwickelt sind, so ist doch sehr bemerkenswert, daß sie sowohl bei *Papaver Rhoeas* als auch bei dem an Siebröhren sehr reichen *Papaver bracteatum* in weit größerer Menge auftreten, sowohl in relativem wie in absolutem Sinne. Es scheint mir sonach nicht berechtigt zu sein, aus dem rein anatomischen Befund eine Schlussfolgerung über die physiologische Funktion der Milchröhren abzuleiten. Dafür bietet auch die Achsenstruktur von

Bocconia microcarpa

keine Stütze. Die schnell wachsende, überaus kräftig entwickelte Pflanze macht eine ausgiebige Ernährung aller ihrer oberirdischen Teile notwendig. Dementsprechend finden wir im Phloëm des Stengels eine große Menge ungemein weiter und langer Siebröhren mit schmalen Geleitzellen. Die sehr zahlreichen, im Kreis geordneten Gefäßbündel liegen nahe beieinander und sind nur durch enge Parenchymbrücken getrennt. Neben sehr kräftigen Strängen mit stark entwickeltem Holzteil finden sich alle Übergänge zu ganz schwachen, bei denen das Xylem reduziert ist, Gefäße zum Teil gar nicht zur Ausbildung kommen. Das Phloëm ist jedoch immer reich entwickelt, dem Habitus der Pflanze entsprechend findet

auf das Fehlen der Milchröhren bei *Glaucium* zurückführt, wird man auch andere Papaveraceen zum Vergleich heranziehen müssen. So ist z. B. die Wurzel von *Papaver bracteatum* trotz ihres hohen Milchsafthalts viel reicher an Siebröhren als die von *Glaucium*, so daß also die Entscheidung der Frage, ob die Milchröhren eine ernährungsphysiologische Funktion besitzen, auch in diesem Falle ausschließlich vom physiologischen Experiment abhängen kann.

Wenn wir nunmehr die mitgeteilten Tatsachen überblicken, so ergibt sich zunächst für den Stengel der milchsafthührenden Pflanzen als ganz allgemeines Resultat, daß eine gegenseitige Vertretung von Milch- und Siebröhren in keinem der zahlreichen untersuchten Fälle nachzuweisen ist. Vielmehr läßt eine vergleichende Betrachtung beider Organsysteme keine korrelativen Beziehungen erkennen und ruft den Eindruck hervor, als haben sie sich selbständig, ohne in funktionellen Beziehungen zu stehen, entwickelt. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme gründet sich unter anderem auch auf die Tatsache, daß viele sehr stark milchende Pflanzen eine Überproduktion von Phloëm zeigen, indem sie entweder bicollaterale (Apocynen, Asclepiadeen) oder außer den normalen markständige Gefäßbündel besitzen (Cichoriaceen, Campanulaceen). Man wird Westermaier¹⁾ recht geben müssen, wenn er bei den Campanulaceen das Auftreten dieser markständigen Gefäßbündel mit dem größeren Blütenreichtum und der größeren Höhe der Pflanzen, die sie besitzen — zwei Umstände, die natürlich eine Zunahme der Eiweiß leitenden Elemente nötig machen —, in Zusammenhang bringt und nicht fehlgehen, denselben Anlaß für die Cichoriaceen anzunehmen. Übrigens ist, was nebenbei erwähnt sei, bemerkenswert, daß bei den Tubulifloren diese markständigen Gefäßbündel außerordentlich selten sind.

Die allgemeine Gültigkeit dieses für den Stengel gewonnenen Ergebnisses läßt sich nun nicht ohne jeden Vorbehalt in gleichem Maße auf die Wurzeln übertragen. Es gibt nämlich hier, wie wir sahen, vereinzelte Fälle, in denen die Siebröhren bei reich entwickeltem Milchröhrensystem in nur geringer Menge auftreten. Schon im Verlaufe der Darstellung wurde aber darauf hingewiesen, daß die Forderung, welche nach der Theorie des physiologischen Ersatzes von Milch- und Siebröhren erfüllt sein müßte, daß nämlich in den eben erwähnten Fällen die Milchröhren um so mehr an Zahl zunehmen, je mehr die Siebröhren zurücktreten, nicht erfüllt ist. Damit ist schon die Frage nahe gelegt, ob sich die Reduktion des Siebröhrensystems

1) Westermaier, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. Monatsberichte der Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin 1881, pag. 1064 ff.

Schlussfolgerungen berechtigen als wir selbst dann, wenn der anatomische Befund ein Zurücktreten der Siebröhren bei viel reicherer Ausbildung des Milchröhrensystems klar erkennen liesse, nicht das Recht haben würden, die für vereinzelte Fälle wahrscheinlich gemachte Annahme irgendwie zu verallgemeinern.

Infolge der an sich schon geringen Beweiskraft anatomisch-physiologischer Befunde habe ich von zahlenmäßigen Angaben abgesehen, was mir um so mehr gerechtfertigt erschien, als wir nur dann allenfalls aus anatomischen Tatsachen Schlüsse auf physiologische Funktionen ziehen können, wenn die Fälle ganz prägnant sind und ohne weiteres in die Augen springen.

Es erübrigt nun noch, auf die von *Haberlandt*¹⁾ ausgesprochene Ansicht, nach welcher die Milchröhren das Leitparenchym funktionell entlasten, zurückzukommen. Dafs ihr eine allgemeinere Bedeutung zukommt, erscheint mir aus mehreren Gründen höchst unwahrscheinlich. Denn daraus, dafs die Endäste der Milchröhren im Blatte einiger Euphorbiaceen u. a. milchsaftführender Pflanzen zum Assimilationsgewebe in nahe Beziehungen treten, kann man mit einiger Wahrscheinlichkeit zunächst nur folgern, dafs sie mit diesen Zellen in engem Stoffverkehr stehen. Über Art und Richtung dieses Verkehrs können rein anatomische Befunde keinen Aufschluss geben und selbst wenn sich zeigen sollte — was ja, wie oben (pag. 157) näher dargelegt wurde, tatsächlich nicht der Fall ist —, dafs die an die Milchröhren angrenzenden Zellen für gewöhnlich oder unter gewissen Bedingungen auffallend reich an Nährmaterial sind, so wäre damit für die Entscheidung der Frage, ob dieses Material aus den Milchröhren stammt oder zur Einwanderung in diese und zur Bildung von Milchsaft bestimmt ist,²⁾ nichts gewonnen. Die hier allein mögliche experimentelle Untersuchungsmethode hat vielmehr, wie wir im physiologischen Teil dieser Arbeit sahen, gezeigt, dafs der Annahme einer Leitung der Kohlehydrate durch die Milchröhren ernste Bedenken entgegenstehen. Deshalb will es auch nicht viel heifsen, wenn die Zahl der Fälle, in denen sich die Milchröhren im Mesenchymgewebe des Blattes verzweigen, durch neuere Untersuchungen (*Pirotta* und *Marcatili* a. a. O.) vermehrt worden ist. Eine Nachprüfung der anatomischen Verhältnisse führte mich zur Bestätigung der *Schimper*-

1) Zur physiol. Anatomie der Milchröhren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. 87. Bd., 1883.

2) Diesen Punkt läfst auch *Gaucher* (a. a. O.) völlig unberücksichtigt. Seine Schlussfolgerungen entbehren folglich eine hinreichende Begründung.

bauenden Stoffwechsel bedeutungslos sind, nur auf biologischem Wege eine plausible Erklärung¹⁾ finden kann. So sehr die Darwin'schen Anschauungen Gemeingut der Systematiker geworden sind, so wenig haben sie sich bis jetzt in der allgemeinen Botanik Eingang zu verschaffen gewußt. Gerade die Milchröhren sind ein drastisches Beispiel dafür, wie man bei dem Versuche, die Bedeutung eines Organes oder Organsystems zu erklären, fast ausschließlich die physiologische Seite berücksichtigt und die biologische Betrachtungsweise höchstens ganz nebenbei gelten läßt.

In der Einleitung wurde schon hervorgehoben, daß die Milchsäfte nach de Vries' Meinung dem Wundschutze dienen.²⁾ De Vries selbst hat seine Vermutungen nicht durch nähere Untersuchungen gestützt, sie mußten daher so lange eine unbewiesene Hypothese bleiben, als positive Belege, die zu ihren Gunsten sprechen, fehlten. Nun hat tatsächlich Tschirch³⁾ für einzelne Umbelliferen (*Dorema*-Arten, *Ferula ovina*), die milchsaftführende Sekretbehälter besitzen, gezeigt, daß hier Verwundungen durch die im Milchsaft in großer Menge enthaltenen gummi- und harzähnlichen Substanzen schnell und dicht verschlossen werden und daß die Pflanzen keinen Wundkork bilden. Dehmel⁴⁾ hat diese Versuche mit anderen Pflanzen wiederholt; allerdings erstrecken sie sich nur auf zwei Objekte. Er fand, daß dann, wenn die Wunde von eintrocknendem Milchsaft dicht verschlossen war, keine Wundkorkbildung eintrat; floss der Saft aber schnell ab, so daß die verletzte Fläche nur von ganz wenig bedeckt wurde, so teilten sich die der Verwundung zunächstgelegenen Zellen parallel zur Außenfläche und verkorkten nach einiger Zeit. Man sieht also schon hieraus, daß die Fähigkeit der Wundkorkbildung den milchsaftführenden Pflanzen nicht abgeht. So beobachtete auch ich an Keimlingen von *Euphorbia Lathyris*, deren hypokotyles Glied durch mehrere quere Einschnitte verletzt worden war, schon nach wenigen Tagen deutliche Wundkorkbildung. Der Milchsaft war abgetropft, so daß auf der Wunde selbst nur wenig zurückblieb. Dasselbe Verhalten zeigten Stengel von *Euphorbia Myrsinites*, die geköpft worden waren. Es scheint so, als ob die Wundkorkbildung dann unterbleibe, wenn der durch den Milchsaft geschaffene Verschluss luftdicht ist, eine Frage, die sich jedenfalls entscheiden

1) Erklärung ist hier natürlich nicht im kausalen Sinne zu verstehen.

2) de Vries a. a. O. pag. 709—713.

3) Tschirch a. a. O., Arch. d. Pharm., 3. Reihe, XXIV, 1886.

4) Dehmel, Beitr. z. Kenntnis d. Milchsaftbehälter d. Pfl. Diss. Erlangen 1889.

berücksichtigt, für das Vorhandensein der Alkaloide, Gerbstoffe etc. dagegen keine Erklärung zu geben imstande ist. Die Untersuchungen von Kny u. a. (vgl. pag. 134) über Milchsafthaare, die infolge des starken Turgors bei der leisesten Berührung verletzt werden und den Saft ausspritzen und somit die Pflanzenschädlinge abhalten, legten die Vermutung nahe, ob vielleicht in dieser Richtung dem Milchsaft eine allgemeinere Bedeutung zukomme, das um so mehr, als ja der hohe Turgor nicht nur in den Milchsafthaaren auftritt, sondern das ganze Milchröhrensystem auszeichnet. Zur näheren Begründung dieser an sich wohl wahrscheinlichen, bisher aber durch sehr wenige empirische Tatsachen gestützten Auffassung stellte ich eine große Anzahl von Versuchen an, die mich im allgemeinen zu übereinstimmenden Ergebnissen führten.

Um die spezifische Wirkungsweise des Milchsafts studieren zu können, handelte es sich naturgemäß zunächst darum, eine Methode zu finden, welche es gestattet, die Pflanzen unter sonst möglichst normalen Bedingungen milchsaftfrei zu machen. Dies wäre z. B. möglich gewesen, indem man die Pflanzen abgeschnitten, mehrfach verletzt und mit Hilfe einer Saugpumpe durch die Milchröhren einige Zeit Wasser gesaugt hätte. Eine andere Methode ist das von Andrews¹⁾ angewandte Centrifugieren. Allein ein viel einfacheres, für unsere Zwecke voll ausreichendes Mittel, welches zugleich erlaubt, die Pflanze an ihrem natürlichen Standort zu belassen, bot sich darin, daß die Pflanzen öfter in allen Teilen stark angezapft wurden. Ich bediente mich zu meinen ersten Versuchen hauptsächlich der Euphorbien. Ein- oder zweijährige Pflanzen von *Euphorbia Lathyris* wurden innerhalb 2—3 Tagen in annähernd regelmäßigen Zwischenräumen 2—4mal angezapft, indem die äußeren Spitzen der Blätter abgeschnitten und häufig noch kleine Einschnitte in den Stamm gemacht wurden. Von diesen Pflanzen waren einige verdunkelt worden, andere blieben unter gewöhnlichen Bedingungen; zur Kontrolle verdunkelte ich jedesmal einige nicht angezapfte Pflanzen und beobachtete andere unter normalen Verhältnissen. Durchschnittlich nach drei Tagen waren die verdunkelten, angezapften Pflanzen milchsaftfrei; es floss weder aus den Blättern noch aus dem Stengel bei Verletzungen etwas aus; bei den anderen Pflanzen dauerte dies begreiflicherweise etwas länger, jedoch war der Unterschied nur ein geringer. Die Pflanzen hatten ein durchaus normales Ansehen und schienen durch den Milchsaft-

1) Andrews, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33. 1903.

zwischen beiden Flüssigkeiten eintreten. Durch mehrfaches Erneuern des Wassers kann man so erreichen, daß die Blattstücke vollkommen milchsaftfrei sind. Zugleich überzeugte ich mich davon, daß sie noch lebendig waren, was sich durch eine heftige Plasmolyse der Mesenchymzellen in Glyzerin zu erkennen gab. Diese milchsaftfrei gemachten Pflanzenteile brachte ich nun mit anderen, der Pflanze direkt entnommenen, stark milchsafthaltigen in ein feuchtgehaltenes Glasgefäß, in dem sich einige Exemplare von *Limax agrestis* befanden. Es wurden folgende Pflanzen zu den Versuchen verwandt:

Lactuca virosa, *Lactuca perennis*, *Sonchus oleraceus*, *Sonchus paluster*, *Taraxacum officinale*, *Cichorium Endivia*, *Podospermum laciniatum*. *Mulgedium macrophyllum*, *Chondrilla juncea*, *Hieracium speciosum*, *Tragopogon porrifolius*. — *Papaver somniferum*, *Papaver nudicaule*, *Chelidonium majus*. — *Euphorbia Peplus*. — *Rhazya orientalis*, *Vinca major*.

Die beiden letzten Pflanzen ausgenommen, zeigte sich 12—24 Stunden nach Ansetzen des Versuchs, daß die milchsaftfreien Blattstücke ganz verschwunden oder nur noch Teile ihrer Mittel- und stärkeren Seitenrippen zu finden waren, während sich an den milchsafthaltigen nicht die geringsten Fressspuren nachweisen ließen. Zum Vergleich hatte ich in die Gefäße auch Blattstücke von anderen, mit chemischen oder mechanischen Schutzmitteln ausgerüsteten Pflanzen (vgl. Stahl a. a. O.) gebracht. Auch von diesen waren einige vorher in Wasser gelegt worden und wurden den Schnecken zugleich mit frischen Exemplaren geboten. Da das Wasser in diesem Falle die schützenden Stoffe, seien es Gerbstoffe, ätherische Öle, Bitterstoffe usw., nur aus den Teilen auslaugen kann, die gerade an den Schnittflächen liegen, aus den übrigen Zellen aber, während sie lebend sind, kein Austritt erfolgt, so mußten sich hier beide Arten von Blattstücken gleich verhalten, was die Versuche auch bestätigten. Entweder blieben sie ganz verschont oder es zeigten sich an beiden Arten geringe Fressspuren.

Die gewonnenen Resultate wurden noch durch eine dritte Versuchsmethode bestätigt. Sorgfältig gereinigte Objektträger wurden mit ungefähr gleichen Mengen Stärkekleister bestrichen und in Kristallisierschalen gebracht. Auf der Mehrzahl derselben wurde der Kleister mit einigen Tropfen Milchsaft verrieben, der den verschiedensten Pflanzen entnommen war; andere blieben zur Kontrolle milchsaftfrei. Die Versuche erstreckten sich auf folgende Pflanzen:

dünnen, ohne dass er seine tötende Wirkung einbüßte. Diese zeigt sich auch, wenn man den Pilz schwach verletzt und die Schnecke mit den ausfliessenden Milchsafttropfen in Berührung bringt. Es handelt sich nicht um eine durch Einbringen des Milchsafts in den Verdauungskanal herbeigeführte Vergiftung, sondern die schädliche Wirkung des Milchsafts betrifft hauptsächlich die sehr empfindliche Haut der Schnecke. So gelang es z. B. ein sehr grosses Exemplar des omnivoren *Arion empiricorum* allein durch Betupfen mit dem Milchsafte einiger *Lactarius*-Arten nach mehreren Stunden zu töten. Von den anderen Schnecken verhielt sich *Arion subfuscus* ähnlich wie *Limax agrestis*, zeigte sich jedoch etwas widerstandsfähiger. Weniger empfindlich erwiesen sich *Limax maximus* und *cerens*, welche zwar auch in einigen Fällen einen unangenehmen Reiz empfanden, jedoch nicht durch den Milchsafte getötet wurden. Dies kann nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, dass beide Arten spezifische Pilzschnecken sind.¹⁾ Dagegen gibt es aber einige *Lactarius*-Arten (*Lact. vellereus*, *obnubilis*), deren Milchsafte die untersuchten omnivoren Schnecken anscheinend nicht irritiert; wenigstens konnte ich es in meinen Versuchen nicht feststellen. Mit *L. deliciosus*, *vietus* und *ichoratus* haben mich die Versuche leider zu keinem abschliessenden Resultat geführt, da mir zu wenig Material zur Verfügung stand. — Dass die *Lactarius*-Arten mehr als die anderen Pilze eines Schutzmittels bedürfen, könnte daher kommen, dass sie Substanzen enthalten, welche von den Schnecken besonders bevorzugt sind. Vielleicht erklärt sich auf diese Weise auch der Umstand, dass der Milchsafte einiger Arten keine Wirkung auf die Schnecken ausübt; sie würden dann derartige Stoffe nicht besitzen und somit auch des Schutzes nicht in dem Masse bedürfen. Die Vermutung, dass der Zucker die betreffende Substanz ist, bestätigte sich nicht. Ich muss also die Frage noch offen lassen. Erwähnt wurden diese Pilzversuche nur deshalb, weil sie vielleicht geeignet sind, die Experimente an milchsafteführenden Phanerogamen in einem oder dem anderen Punkte zu ergänzen. Da sie jedoch zu unvollständig und zu wenig vielseitig sind, als dass sich daraus weitere Konsequenzen ziehen liessen, sollen sie im folgenden keine weitere Berücksichtigung finden.

Fragen wir nun nach den Schlussfolgerungen, zu denen die angeführten Versuche mit milchsafteführenden Phanerogamen berechtigen.

1) Die Unterscheidung von Omnivoren und Spezialisten hat Stahl in seiner zitierten Arbeit (pag. 14 ff.) ausführlich begründet, worauf ich hier verweisen muss. Vgl. auch Detto, Über die Bedeutung der äther. Öle bei Xerophyten. *Flora* 1903 Bd. 92.

Gewebe wichtige morphologische Verschiedenheiten. Die Harzkanäle der Tubulifloren sind im primären Wurzel- und Stengelgewebe ausschließlich endodermalen Ursprungs und zwar in den allermeisten Fällen den Gefäßbündeln vorgelagert. Sie erfahren im Stengel noch dadurch eine höhere Differenzierung, daß sie von typischem Sekretions-epithel umgeben sind, was in der Wurzel nicht differenziert ist. Anatomisch anders verhält sich das sekundäre Gewebe. Kommen hier Sekretkanäle zur Ausbildung, so entstehen sie schizogen im sekundären Parenchym. Sehr vielen Tubulifloren fehlen dieselben aber; dann treten regelmäßig einzelne, langgestreckte, mit Harz gefüllte Zellen auf. Noch anders können sich die Blätter verhalten. Es gibt Fälle, in denen die Sekretkanäle des Stengels sich nicht in die Blätter fortsetzen, sondern an der Basis der Spreite plötzlich aufhören. Dann findet man gewöhnlich langgestreckte, von Epithel bekleidete Inter-cellularräume in den Hauptnerven. Außerdem können noch unter der Epidermis auf der Ober- oder Unterfläche und namentlich am Rande isolierte intercellulare Sekretbehälter zur Ausbildung kommen. Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir bei den Cichoriaceen. Im primären Stengelgewebe finden sich die Milchröhren auch als äußere Bekleidung des Siebteils, sie entstehen jedoch nicht aus der Endodermis, sondern im Pericykel. Dagegen nehmen sie im sekundären Gewebe des Stengels und im Blatt aus dem Bastparenchym ihren Ursprung. Vom sekundären Wurzelgewebe gilt dasselbe wie vom Stengel, im primären bilden sich dagegen die Milchröhren in der inneren, dem Kambium anliegenden Zone des Siebteils.

Aus alledem geht zunächst hervor, daß die Sekret- und Milchsaftbehälter der Kompositen in morphologischer Hinsicht nichts weniger als homologe Gebilde sind. Auf der anderen Seite spricht die Tatsache, daß die Milchröhren nur da vorkommen, wo die Sekretbehälter fehlen, daß ferner im sekundären Gewebe der Tubulifloren Sekretidioblasten oder geschlossene Behälter dann auftreten, wenn die Sekretkanäle nicht zur Ausbildung gelangen, so deutliche Worte, daß an einer Vertretung der in Frage stehenden Behälter — ob im physiologischen oder biologischen Sinne, wird sich unten entscheiden — nicht gezweifelt werden kann.¹⁾ Einige Spezialfälle können dazu dienen,

1) Man wird hier vielleicht einwerfen, daß bei vielen Tubulifloren Sekretgänge bzw. -behälter nur in der Wurzel vorkommen, der Stengel und die Blätter dagegen davon frei sind. Bei diesen Pflanzen ist jedoch durch das Vorhandensein von Drüsenhaaren an den oberirdischen Organen für die fehlenden Ölgänge ein Ersatz geschaffen.

Haberlandt¹⁾ eingehen. Er sagt (a. a. O. pag. 460): „Fragen wir nach der physiologischen und biologischen Bedeutung der gangförmigen Sekretionsorgane, so sprechen zunächst verschiedene Tatsachen dafür, daß die Sekretgänge zur Ausscheidung nutzloser Endprodukte des Stoffwechsels bestimmt sind. Wie oben erwähnt wurde, treten diese Organe sehr häufig als Begleiter von Gefäßbündeln, namentlich der Leptomstränge, auf. Die Vereintläufigkeit setzt jedenfalls eine physiologische Beziehung zwischen den Sekretgängen und den Gefäßbündeln voraus, ebenso wie die Vereintläufigkeit von Bast und Mestom auf physiologischer Basis ruht. Es ist nun das Naheliegendste, diese Beziehung darin zu suchen, daß die Sekretgänge zur Ausscheidung jener nutzlosen Exkrete bestimmt sind, welche den Gefäßbündeln, vor allem den Leptomsträngen, von den in lebhafter Vegetation befindlichen Organen und Geweben zugeführt wurden. Überall, wo sich lebhafte Stoffwechselprozesse vollziehen, kommt es notwendig auch zur Bildung von wertlosen Endprodukten, welche so wie die plastischen Baustoffe zunächst in die stoffleitenden Gewebe gelangen. Das leitende Strangsystem der Pflanzen verhält sich in dieser Beziehung nicht anders wie das Blutgefäßsystem der Tiere. Wir können noch ein viel näher liegendes Organsystem zum Vergleiche heranziehen, nämlich die Milchröhren, welche wohl zweifellos neben den plastischen Baustoffen auch nutzlose Exkrete enthalten. Während aber die Milchröhren die zugeführten Exkrete, so viel uns bekannt, nicht wieder ausscheiden, entledigen sich die Gefäßbündel zahlreicher Pflanzen durch Vermittelung der sie begleitenden Sekretionsorgane jener Auswurfstoffe, gleichwie das Blut durch die Sekretion der Nieren von den in ihm enthaltenen Endprodukten des Stoffwechsels — sofern dieselben nicht gasförmig sind — befreit wird. Eine nicht unwichtige Stütze dieser Hypothese bildet die Tatsache, daß jene Pflanzen, welche Milchröhren aufweisen (die ja zugleich als Sekretbehälter fungieren), mit seltenen Ausnahmen (*Scolymus*) keine Sekretgänge besitzen.“

Ich kann aus verschiedenen Gründen dieser Ansicht nicht beistimmen. Ohne auf die von Haberlandt angeführte Analogie mit dem Blute der Tiere näher einzugehen, welche schon deshalb unstatthaft ist, weil das Nierensekret, der Harn, vorwiegend aus stickstoffhaltigen Abbauprodukten des Stoffwechsels besteht, die den in der Pflanze bei der Eiweißzersetzung entstehenden Amidokörpern, welche bekanntlich nicht ausgeschieden werden, entsprechen, während die

1) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Leipzig 1904.
18*

und Geweben zugeführt werden“, sondern daß sie von der Pflanze in bestimmt lokalisierten Behältern in regulatorischer Weise erzeugt werden. Gerade dieser letzte Punkt scheint mir von besonderer Wichtigkeit zu sein. Wir wissen, daß die Harzbehälter ebensowenig wie die Milchröhren in offener Verbindung mit der Außenwelt stehen. Enthielten sie nun tatsächlich nutzlose Produkte des Stoffwechsels, welche je nach der Intensität der Lebensvorgänge in der Pflanze in wechselnder Menge entstehen müßten, so wäre nichts natürlicher, als daß diese Stoffe aus der Pflanze ausgeschieden würden und nicht als unnützer Ballast aufbewahrt blieben.¹⁾

Zu beachten ist ferner das sehr frühzeitige Erscheinen der Harzkanäle und Milchsaftbehälter im Vegetationspunkt. Bei *Tagetes patula* sind z. B. erstere schon in voller Ausbildung vorhanden und von stärkereichen Parenchymzellen umgeben, noch ehe die Gefäßbündel sich entwickelt haben und in dem übrigen Gewebe Stärke nachzuweisen ist. — Diese Argumente dürften genügen um darzutun, daß die Haberlandt'sche Ansicht nicht aufrecht zu erhalten ist. Die sehr merkwürdige Analogisierung der Milchröhren, welche in ihrer vermeintlichen doppelten Funktion als Leitungsorgane plastischer Stoffe und Exkretbehälter bei den Ligulifloren nach Haberlandt die Rolle übernehmen, die bei den Tubulifloren zum Teil dem Leitungsgewebe des Leptoms, durch das die nutzlosen Sekrete zugeführt werden sollen, zum anderen Teil den Harzgängen zukommt, ist danach schwerlich noch haltbar. Viel näher liegt es, nachdem sich eine ernährungsphysiologische Bedeutung des Milchsafts als höchst zweifelhaft erwiesen hat, Milchröhren und Sekretbehälter selbst als Gebilde gleicher Funktion zu betrachten, und ich kann in diesem Sinne Van Tieghem²⁾ beipflichten, der den Inhalt der Sekret- und Milchsaftbehälter als physiologisch gleichwertig betrachtet. Wenn er ihn jedoch als ein für das Leben der Pflanze unnützes Produkt bezeichnet, so muß ich dem aus mehreren Gründen widersprechen. Die anatomischen Befunde haben erstens gelehrt, daß die verschiedenen Arten von Sekretbehältern (Sekretröhren, -schläuche, -Idioblasten) und die Milchsaftgefäße vom entwicklungsgeschichtlichen, morphologischen Standpunkte aus ganz heterogene Gebilde sind, zweitens, daß sie sich im allgemeinen in ihrem Auftreten ersetzen. Eine so hochgradige Differenzierung, die namentlich in den sehr ausgesprochenen Korrelationen

1) Vgl. hierzu auch Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen. Sitz.-Ber. d. Berliner Akad. 1885 Bd. I pag. 884.

2) Van Tieghem in Bull. bot. de France, Tome 31, 1884, pag. 116.

Nach allem, was bisher besprochen wurde, ist es auch kaum noch zweifelhaft, daß es dieses Moment ist, welches im Existenzkampfe als bestimmender Faktor für die Auslese gewirkt hat. Wollte man hierfür die mutmaßlichen physiologischen Funktionen des Milchsafte heranziehen, welche selbstverständlich durch die genannten biologischen nicht ausgeschlossen sind, so könnte eine solche Auffassung erst dann zu Rechte bestehen, wenn wirkliche, positive Beweise dafür vorlägen. Einstweilen sprechen die Tatsachen nicht dafür und wenn wir selbst unter der Voraussetzung, daß die Milchröhren sich in geringem Maße an der Leitung plastischer Stoffe beteiligen, unsere gegenwärtigen Kenntnisse in Form einer Theorie zusammenfassen wollen, so kann diese nur so lauten, daß aller Wahrscheinlichkeit nach die primäre Funktion des Milchsafte auf biologischem Gebiete liegt.

Was für die Kompositen gilt, läßt sich zwar nicht ohne allen Vorbehalt auf die anderen milchsafteführenden Pflanzen übertragen, doch sind Gründe vorhanden, welche diesen Analogieschluß rechtfertigen. Einmal haben uns die Schneckenversuche mit Euphorbiaceen und Papaveraceen zu demselben Resultat wie die mit Cichoriaceen geführt; dessen Wahrscheinlichkeit wird noch dadurch erhöht, daß bei beiden Familien ebenfalls ein deutliches Vikariieren verschiedener Schutzmittel zu beobachten ist. Unter den Euphorbiaceen führen bekanntlich bei weitem nicht alle Genera Milchsaft. Neben ungegliederten Milchröhren finden sich in dieser Familie gegliederte Milchsaftgefäße, Milchsaftzellreihen, Gerbstoffschläuche, langgestreckte Sekretschläuche, Sekretidioblasten und Sekretlakunen.¹⁾ Obgleich über die genauere Verteilung dieser Behälter innerhalb der Familie noch detaillierte Untersuchungen fehlen, so lassen sich doch die in der Literatur vorhandenen Angaben zur Feststellung interessanter Beziehungen verwerten. Ich begnüge mich auf die Aufzählung weniger Fälle. Die in dem System von Müller Argovensis zu dem Tribus der Acalypheen gerechneten Gattungen *Aleurites*, *Joannesia*, *Macaranga* und *Pachystroma* besitzen ungegliederte Milchröhren; dieselben fehlen den ebenfalls hierher gehörigen Gattungen *Alchornea* und *Mallotus*; sie haben als Ersatz typisch ausgebildete, lange Sekretschläuche. Die mit der gegliederten Milchröhren führenden *Hevea* nahe verwandte *Micrandra* ist durch langgestreckte, weitleumige Milchsaftidioblasten ausgezeichnet; andere Arten von Sekretorganen kommen bei ihr nicht

1) Vgl. Solereder, Syst. Anatomie d. Dikotyl. 1899, und die Pax'sche Bearbeitung der Euphorbiaceen in Nat. Pflanzenfam.

folgt daraus nur, daß sie zufällig eine Konstitution besitzen, welche sie gegen die in den ungewohnten Klimaten vorhandenen atmosphärischen Einflüsse und sonstigen Gefahren, unter denen die, welche von der Tierwelt ausgehen, keine zu unterschätzende Rolle spielen, widerstandsfähig macht.¹⁾ Speziell bei *Vinca* dürften die lederartigen Blätter einen Schutz bieten. Ist nun das Vorhandensein von Milchsaft für die bei uns kultivierten Apocynaceen und Asclepiadeen vielleicht keine Existenzbedingung, so ist er es jedenfalls in ihrer Heimat, in der an Stelle unserer Schnecken, Insekten etc. andere Tiere vorkommen, die durch andere Stoffe abgeschreckt werden. Hier versprechen namentlich in den Tropen angestellte Versuche interessante Ergebnisse, welche uns vielleicht auch über die noch ganz unbekannte Bedeutung des Milchsafts der Kautschuk- und Guttaperchapflanzen Aufklärung verschaffen werden. Es ist für die Apocynaceen und Asclepiadaceen ebenfalls sehr wahrscheinlich, daß ihr Milchsaft gegen Tierfraß schützt, denn beide Familien entbehren sowohl ausgiebiger mechanischer Schutzmittel als auch anderer Sekretorgane. Auch Drüsenhaare fehlen im allgemeinen. Erwähnung verdient hier noch der Umstand, daß die mit den Asclepiadaceen verwandten Gentianeen keine Milchröhren besitzen, dafür aber sehr reich an Bitterstoffen sind. Ganz ähnliches gilt für die Loganiaceen, die an stark giftigen Alkaloiden reich sind.

In gewisser Beziehung eine Sonderstellung scheinen die Campanulaceen einzunehmen. Stahl²⁾ vermutet, daß hier die ursprüngliche Bedeutung des Milchsafts, als Abwehrmittel gegen Tierfraß zu dienen, teilweise unter Ausbildung ergiebiger mechanischer Schutzmittel verloren gegangen ist. Er legte in einem Versuche mehreren Schnecken Blätter von *Campanula medium* und *persicifolia* vor; während die ersteren vertilgt wurden, blieben die anderen infolge des Besitzes von Kieselhöckern unberührt. In Anbetracht der gleich zu berührenden Frage der Relativität der Schutzmittel ist es nicht ganz ausgeschlossen, daß der Milchsaft auch von *Campanula medium* in der Natur als Abwehrmittel wirksam ist. In letzterem Falle könnten wir es dann mit einer Häufung von Schutzmitteln zu tun haben. Andererseits ist aber auch die Annahme eines nachträglichen Funktions-

1) Nach persönlicher Mitteilung des Herrn Professor Stahl ist der in unseren Gewächshäusern und Gärten im allgemeinen sehr gut gedeihende nordamerikanische Farn *Camptosorus rhizophyllus* Hk. nur dann kultivierbar, wenn man die Schnecken fernhält, die ihn sonst in kurzer Zeit verwüsten.

2) Pflanzen und Schnecken pag. 112 und 112.

fach mit einer Schutzmittelhäufung zu tun haben, die den Pflanzen gewiss noch in verschiedenen anderen Richtungen Nutzen bringt.

Natürlich sind die Verhältnisse, um die es sich hier handelt (und das gilt auch für die Versuche mit den anderen Milchsaftpflanzen), nur relative. Legt man den Schnecken haarlose, milchsaftthaltige Blätter von *Campanula glomerata* neben normalen vor, so fressen sie erstere nicht deshalb, weil sie ihnen besonders angenehm sind, sondern sie wählen von beiden das geringere Übel. Würde man ihnen ausserdem einige Scheiben süsser Carotten vorsetzen, so würden sie auch die haarlosen und die milchsaftfreien Blätter verschmähen. Hieraus folgt, dass es stets unerlässlich ist, bei derartigen Versuchen die Bedingungen genau zu berücksichtigen. Auch in der Natur kann es sich selbstverständlich nur um solche Relativitäten handeln. Je nach der Verbreitung der pflanzenschädlichen Tiere, dem Grade ihres Hungers, der Menge der vorhandenen Nahrung usw. werden die Pflanzen einer mehr oder weniger grossen Gefahr ausgesetzt sein und davon wird es auch abhängen, ob minder geschützte Exemplare stark unter dem Tierfraß zu leiden haben oder nicht. Obwohl man also von Schutzmitteln im streng absoluten Sinne nicht reden kann, so geht doch deren Bedeutung so weit, dass den Pflanzen durch ihr Vorhandensein die Existenz gewährleistet wird, vorausgesetzt natürlich, dass nicht unvorhergesehene Verhältnisse plötzlich eintreten, denen die Pflanze durch Zuchtwahl selbstverständlich nicht angepasst sein kann. Handelt es sich um nicht zu komplizierte Fälle, so lässt sich, wie wir an den Freilandversuchen mit Euphorbien sahen, durch relativ einfache Versuche feststellen, wie ausschlaggebend die Rolle ist, die gewisse Schutzmittel für die Erhaltung des Lebens der Organismen spielen. Niemals ist jedoch zu vergessen, dass auch da, wo wir die Tatsachen zu übersehen glauben, sicher noch eine grosse Anzahl äusserer Faktoren im Spiele ist, welche nur durch eine vom Experiment unterstützte genaue Naturbeobachtung unserem Verständnis wird näher gerückt werden können.

Speziell bei den behaarten Campanulaceen möchte ich noch am ehesten dazu neigen, dem Milchsafte eine grössere physiologische Bedeutung zuzusprechen. Sollten physiologische Versuche diese Vermutung bestätigen, so wäre damit zugleich das Auftreten der Schutzmittelhäufung plausibel gemacht, denn es ist wohl denkbar, dass der Milchsafte, der an der Ernährung der Pflanze wesentlichen Anteil nimmt, in seiner Funktion als Schutzmittel etwas geschwächt wird, und dass der Pflanze dafür ein Ersatz geboten werden muss.

röhren beschränkt ist, oder endlich, was auch nicht ganz unwahrscheinlich ist, ob sie erst in dem ausgetretenen, mit der Luft in Berührung gekommenen Milchsaft irgend welche chemische Veränderungen, die möglicherweise mit den Gerinnungserscheinungen zusammenhängen, hervorrufen. Gewiss werden sich noch viele biologisch interessante Tatsachen ergeben, aber auch die physiologische Seite der Frage ist keineswegs erschöpfend behandelt und bedarf, nachdem eine vervollkommnete Methodik einwandfreie Versuche gestatten wird, noch nach mancher Richtung einer Bearbeitung.

Laboratoriumsnotizen.

Zur Demonstration positiv geotropischer Sprosse im Winter

eignet sich besonders *Bryophyllum crenatum*. Die Pflanze blüht hier meist gegen Mitte November, könnte aber durch Kultur bei niedriger Temperatur jedenfalls auch noch länger zurückgehalten werden. Im Winter stehen in botanischen Gärten zur Demonstration positiv geotropischer oberirdischer Sprosse wohl meist nur Blüten von *Cyclamen persicum* und anderen Arten zur Verfügung. Diese aber sind namentlich zur Demonstration im Hörsaal wenig geeignet. *Bryophyllum crenatum* bietet den Vorteil, daß das ganze obere Ende des vorher streng orthotropen beblätterten Sprosses sich umkrümmt, sobald die Bildung der terminalen Inflorescenz beginnt; schliesslich ist die Inflorescenz, wie die Abbildung pag. 206 zeigt, mit der Spitze gerade nach abwärts gerichtet. Durch Umlegen der Pflanze läßt sich leicht demonstrieren, daß es sich um positiven Geotropismus handelt; wenn die Blüten weiter entwickelt sind, tritt die zur Aufrichtung der Inflorescenz führende „Umstimmung“ ein.¹⁾

1) Beiläufig bemerkt, wie verhält sich die Statolithentheorie zu solchen Fällen spontaner geotropischer Umstimmung? Sie könnte wohl verständlich machen, daß der positiv geotropische Spross sich wieder aufrichtet, wenn dann in der Zelle nach unten sinkende Statolithen vorhanden sind. Aber wie wird er negativ geotropisch? Hilfhypothesen lassen sich auch hier geben, aber zunächst bedarf es wohl genauerer Untersuchung der Vorgänge selbst.

Die Pflanze ist sehr leicht zu kultivieren (noch leichter als *Br. calycinum*) und auch wegen der blattbürtigen Knospen von Interesse;

Bryophyllum calycinum. Ende eines mit Blütenknospen versehenen Sprosses, nat. Gr.

sie verdient also wohl einen Platz in dem „eisernen Bestand“ botanischer Gärten und Institute.

K. Goebel.

Literatur.

Schroeter, C., Das Pflanzenleben der Alpen, eine Schilderung der Hochgebirgsflora. 1. Lieferung. Zürich, Albert Raastein. 1904. Preis 2,80 Mk.

Unter Mitwirkung seiner ehemaligen Schüler A. Günthart in Barmen, Marie Jerosch in Zürich und Paul Vogler in St. Gallen will der Verf. eine eingehende Schilderung der Hochgebirgsflora geben. Das schon seit längerer Zeit angekündigte Werk stellt eine wertvolle Ergänzung zu dem prächtigen Pflanzenleben der Schweiz von Dr. Christ dar. Seit dem Erscheinen dieses klassischen Buches (1882) hat die wissenschaftliche Durchforschung der alpinen Flora nach den verschiedensten Richtungen hin bedeutende Fortschritte gemacht. Eine grosse Reihe von biologischen und floristisch-systematischen Arbeiten, zahlreiche Monographien einzelner Talschaften, viele Studien über Formationen und pflanzengeographische Gliederung, sowie interessante Arbeiten über die Geschichte und Herkunft der Alpenflora sind in den letzten Jahren vor allem in der Schweiz und in Österreich entstanden. Um so mehr zu begrüßen ist es deshalb, daß der Verf. sich an die grosse Aufgabe heranmachte, diese zahlreichen Spezialarbeiten auf möglichst breiter Basis im Zusammenhange zu verarbeiten. Schroeter faßt die Hochgebirgsflora nicht im geographischen Sinne auf, sondern er versteht darunter die alpine Flora der Alpen, deren Vertreter ihre Lebensbedingungen vorzugsweise oder ausschließlich in der baumlosen Region der Gebirge finden. Das bringt dann allerdings mit sich, daß verschiedene in den Alpen sonst weit verbreitete und für sie zum Teil sehr charakteristische Arten unberücksichtigt bleiben mußten, wie dies z. B. für die Arve oder Zirbe (*Pinus cembra*) zutrifft. In erster Linie hält der Verf. sich an die schweizerischen Verhältnisse, doch werden auch die wichtigsten Tatsachen aus den übrigen Alpengebieten berücksichtigt.

Die ersten Kapitel behandeln die Stellung der alpinen Flora in der Gesamtvegetation der Alpen sowie die verschiedenen Ursachen der alpinen Baumgrenze. Hier unterscheidet er zunächst zwei Hauptgruppen, nämlich natürliche und wirtschaftliche Grenzen. Zu der ersten Gruppe gehören die klimatischen Grenzen, nämlich die Abnahme der Temperatur, zu kurze Vegetationszeit, Spätfröste bei mangelndem Schneeschutz, starke Windwirkung usw., dann auch die orographischen und ökologischen Grenzen. Daran schliessen sich interessante Bemerkungen über die ehemalige Baumgrenze. Zur Feststellung der früheren oberen Baumgrenze schlägt der Verf. nämlich vor, ähnlich wie dies auch Flahault und Eblin ausgesprochen haben, die den Wald begleitenden Unterholzpflanzen, wie z. B. die Alpenrose, die Grünerle, den Mehlbeerbaum, den Traubenholunder, die Alpen-Lonicere usw. als indirekte Beweise für eine ehemalige Baumvegetation anzusehen. Denn für die Praxis des Gebirgsförsters sind die ehemaligen Grenzen ein wichtiger Fingerzeig für eine eventuelle Wiederbewaldung. Der zweite grössere Abschnitt behandelt die natürlichen Bedingungen der alpinen Region, nämlich das Alpenklima, den Boden, die Standorte und die Pflanzengesellschaften. Der dritte Abschnitt umfaßt die Hauptrepräsentanten der Hochgebirgsflora. In dieser ersten Lieferung werden zunächst die Holzpflanzen der alpinen Region besprochen, näm-

zweite Lieferung. Verlag von Gustav Fischer in Jena. 1904.
Preis je 4 Mk.

Das Werk, dessen zwei erste Lieferungen hier vorliegen, legt ein besonderes Gewicht darauf, die Formenkreise der Laubhölzer eingehend zu besprechen und zu versuchen, die „Gartenformen“ nach ihrem wirklichen systematischen Werte einzuordnen. Es ist dies ein ebenso schwieriges als dankenswertes Unternehmen, das gerade jetzt, wo die Mutationsfrage im Vordergrund steht, auch für andere als die speziellen Dendrologen von Bedeutung ist. Inwieweit es dem Verf. überall gelungen ist, seine Aufgabe zu lösen, muß der Beurteilung der Sachverständigen überlassen werden. Hervorzuheben ist aber besonders die reiche Ausstattung mit vortrefflichen Abbildungen, welche das Werk unentbehrlich machen für jeden, der sich mit Gehölzen beschäftigt.

Der praktische Gemüsesamenbau. Zugleich Anleitung zur Beurteilung und zum Erkennen der Gemüsepflanzen. Von E. Groß. Mit 3 Abbildungen im Text und 135 Samenbildern auf 4 Lichtdrucktafeln. Frankfurt a. O., Druck und Verlag der Kgl. Hofbuchdruckerei Trowitzsch & Sohn. 1904.

Das Buch dient zwar, wie der Titel sagt, vorwiegend praktischen Zwecken. Aber das Studium der Kulturpflanzen ist ja auch in theoretischer Hinsicht so wichtig, daß ein offenbar mit großer Sachkenntnis gearbeitetes Buch wie das vorliegende auch für den Botaniker von Interesse ist. Für die zweite Auflage wäre wohl die Ausmerzung einiger Austriacismen zu empfehlen. Was z. B. eine „schütterere“ Aussaat bedeutet, wird man in Norddeutschland kaum verstehen.

Die europäischen Laubmoose, beschrieben und gezeichnet von G. Roth.
6.—9. Lieferung. Leipzig, Verlag von W. Engelmann. 1904.
Preis je 4 Mk.

Vom zweiten Bande des früher wiederholt angezeigten Werkes sind schon vier Lieferungen erschienen, welche mit den Bryaceen beginnen und bis zu den Amblystegiaceen gelangen. Das Werk schreitet also rüstig vorwärts. Zu *Buxbaumia* (pag. 273) sei bemerkt, daß diese Gattung kein „blattartiges Protonema“ besitzt (die betreffende Abbildung stellt ein abgelöstes Blatt einer weiblichen Pflanze vor, aus welchem Protonemafäden entspringen) und daß die „Verdickungsschicht der Kapselmembran“ bei *B. indusiata* die Cuticula ist. Sehr erwünscht wären Angaben über die Blütezeit gewesen, welche für eine Anzahl deutscher Moose neuerdings durch Grimme untersucht worden ist. Vielleicht entschließt sich der Verf. des verdienstlichen Werkes, die allzukurzen Angaben, welche er im I. Teil pag. 53 gemacht hat, in einem Nachtrag noch zu ergänzen.

Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie von H. Molisch.
Mit 2 Tafeln und 14 Textfiguren. Jena, Verlag von Gustav Fischer.
Preis 6 Mk.

Der Verf., welchem wir bekanntlich wertvolle Untersuchungen über Leuchtbakterien verdanken, hat, gestützt auf sorgfältige Literaturstudien und eigene Untersuchungen, eine zusammenhängende Darstellung unserer derzeitigen Kenntnisse über Lichtentwicklung bei Pflanzen gegeben. Die Behandlung des Inhaltes wird aus den Kapitelüberschriften hervorgehen: I. Gibt es leuchtende Algen?

sein durch Bücher wie das vorliegende oder Ganong's früher schon erschienenenes treffliches Werk „The teaching botanist“. Diese Bücher beschäftigen sich speziell mit der botanischen Unterrichtsmethode. F. E. Lloyd, welcher den botanischen Teil des vorliegenden Buches bearbeitet hat, bespricht auf Grund eigener Erfahrung in der Lehrtätigkeit und in der biologischen Ausbildung von Lehrern an der Columbia-University in klarer und anregender Weise folgende Gegenstände: Der Wert der Naturwissenschaften, speziell der Biologie bei der Erziehung; Naturstudium; der Wert der Botanik für höhere Schulen; maßgebende Grundsätze für den Inhalt eines botanischen Lehrgangs; die verschiedenen Typen botanischer Lehrgänge; Bedeutung allgemein pädagogischer Methoden beim botanischen Unterricht; für den Unterricht wichtige allgemeine botanische Grundsätze; Einzelbesprechung des botanischen Lehrkurses für Mittelschulen (der amerikanischen „high school“ dürften etwa unsere Realschulen entsprechen); das Laboratorium, seine Ausstattung, Material für Untersuchung und Demonstration; botanische Literatur für Lehrer und Lernende.

Das Buch (dessen zoologischer Teil hier nicht zu besprechen ist) wird ohne Zweifel sehr nützlich wirken, da es nicht nur mit großer Sachkenntnis, sondern auch mit Wärme geschrieben ist. Wie anders könnte sich gegenüber dem jetzigen Zustand der botanische Unterricht auf Universitäten gestalten, wenn die Studierenden auf den Mittelschulen einen biologischen Unterricht genossen hätten, wie ihn dies Buch anstrebt!

Das Mikroskop und seine Anwendung. Handbuch der praktischen Mikroskopie und Anleitung zu mikroskopischen Untersuchungen. Von H. Hager, nach dessen Tode vollständig umgearbeitet und in Gemeinschaft mit O. Appel, G. Brandes, P. Stolper neu herausgegeben von C. Mez. Neunte, stark vermehrte Auflage. Mit 401 Figuren. Berlin, Verlag von J. Springer. 1904.

Der Zweck des Buches ist aus dem Titel ersichtlich. Es gibt zunächst eine Beschreibung des Mikroskops und geht dann über zur Besprechung mikroskopischer Objekte und zwar hauptsächlich solcher, die von Pflanzen und Tieren stammen, stets mit Rücksicht auf die Praxis. Die Darstellung ist klar und durch zahlreiche zweckmäßige Abbildungen erläutert; das Buch ist deshalb nicht nur den Praktikern zu empfehlen, sondern auch Botanikern, welche sich über die Fragen der angewandten Mikroskopie unterrichten wollen, die ja gelegentlich auch an den herantreten, dessen Untersuchungen sonst rein theoretischen Problemen zugewandt sind.

Morphologie und Biologie der Algen. Von Friedr. Oltmanns. Erster Band. Spezieller Teil. Mit 3 farbigen und 473 schwarzen Abbildungen im Text. Jena, Verlag von G. Fischer. 1904. Preis 20 Mk.

Im Vorwort sagt der Verf.: „Seit Falkenberg im Jahre 1882 zusammenfasste, was man damals von Algen wußte, ist eine von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehende Bearbeitung der ganzen Algengruppe nicht mehr veröffentlicht worden. Wenn nun auch Engler und Prantls „Natürliche Pflanzenfamilien“ als Nachschlagewerk für die Algen sehr wertvoll sind, so glaubte ich doch unter den obwaltenden Umständen die Bearbeitung einer neuen allgemein gehaltenen Morphologie und Biologie der Algen wagen zu dürfen. Das, was ich im Laufe mancher Jahre im Laboratorium sowohl als auch am Wasser selber gesehen, wollte ich

Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage.

Von P. Konrad Lötscher, O. S. B.

Hierzu Tafel I und II.

Einleitung.

Die Antipoden oder Gegenfüßlerzellen erhielten seinerzeit diesen Namen von ihrer dem Eiapparat diametral entgegengesetzten Stellung im Embryosack der Angiospermen. Die inzwischen bekannt gewordenen, keineswegs seltenen Fälle, in welchen diese Zellen gerade zur Zeit ihrer stärksten Entwicklung nicht mehr diese Stellung einnehmen, könnten das Beibehalten dieses Namens als unberechtigt erscheinen lassen. In ihrer Entwicklungsgeschichte und in ihrem vegetativen Verhalten zeigen sie aber so allgemein eine dem Eiapparat entgegengesetzte Polarität, daß dieser Name nicht bloß historisch, sondern auch sachlich begründet ist.

Seit Hofmeisters grundlegenden Untersuchungen sind die Antipoden morphologisch immer besser bekannt geworden, insbesondere hat Strasburger ihre Entwicklungsgeschichte klargelegt. Dagegen hat die Frage nach ihrer physiologischen Bedeutung, nachdem eine solche aus mehr theoretischen Gründen lange Zeit einfach abgelehnt wurde, erst durch Westermaier (31) eine erfolgreiche Behandlung erfahren. Seither haben verschiedene Autoren, die in ihren embryologischen Forschungen wieder mehr die Physiologie berücksichtigten, für eine Reihe von Fällen Westermayers Anschauungen bestätigt. Von solchen Forschern erwähne ich: Osterwalder (23), Goldflus (9), Campbell (4,5), Rosenberg (25), Lloyd (22) und Ikeda (20) mit ihren Spezialarbeiten. Zusammenfassend nehmen Areschoug (1, pag. 4) und Goebel (8, pag. 804) die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden, wenigstens bei besonderer Ausbildung, als sicher an und äußern auch über die Art der Funktion ihre Vermutungen.

Im allgemeinen mußte die anatomisch-physiologische Forschung zur Einsicht führen, daß ein so konstant auftretender, oft sehr auffälliger und voluminöser Apparat in nächster Nähe des Embryo für diesen selbst nicht ohne Bedeutung sein könne. Ist eine solche für stark entwickelte Antipoden auch bereits vielfach nach-

differenziert haben. Mit dieser Einschränkung können die Antipodenkerne in einer Plasmaansammlung liegen, die sich um die Gesamtheit oder um jeden einzelnen derselben mehr oder weniger abgrenzt, jedoch ohne Membranbildung, so daß sie zusammen mit dem sie umgebenden Plasma als nackte Protoplasten zu bezeichnen sind. Auch jene Fälle, in welchen diese nackten Protoplasten Membranen bilden und somit zu geschlossenen Zellen werden, aber nicht zu einem einheitlichen Komplex sich zusammenfügen, gehören hieher als lose Zellen.

Die Betrachtung der mit dem eben abgegrenzten Antipodentypus auftretenden Verhältnisse und die Würdigung einiger allgemeinen Gesichtspunkte wird zu dem Schlusse führen, daß wir es hier mit einem physiologisch eigentümlich tätigen Apparate zu tun haben. Der Mangel einer stärkeren Differenzierung der Antipoden selbst, die direkt auf eine bestimmte Tätigkeit derselben hinweisen würde, macht diesen indirekten Weg zur Ermittlung ihrer Funktion notwendig.

Als erstes Beispiel wähle ich die in anderer Beziehung schon oft und gründlich untersuchte *Capsella bursa pastoris*. Wie bereits Guignard (11, pag. 167, Fig. 90—101) dartut, erfolgt hier das Wachstum des Embryosackes schon sehr früh auf Kosten des umgebenden Nucellus. Wenn nach dem dritten Teilungsstadium des primären Embryosackkerns in jedem Ende des schon ziemlich gebogenen Embryosacks vier Kerne vorhanden sind, liegt dieser schon überall dem inneren Integumente an, mit Ausnahme seines unteren, dem Nucellusrest aufliegenden Endes. Der untere Teil dieses Nucellusrestes tritt schon in diesem Stadium durch stärkere und widerstandsfähigere Membranen hervor und bildet die Anlage jenes Gewebepfostens, der später eine Zeitlang, dem Chlorophyllgehalt und den großen Kernen nach zu schließen, assimilierend und stoffleitend tätig ist (Fig. 1). Beim Vorücken des Embryos in diese Region wird er dann auch aufgezehrt. Das Wachstum des Embryosackes nimmt nach Konstituierung des Ei- und Antipodenapparates seinen Fortgang nach der Chalaza hin, bis der eben genannte Gewebepfosten erreicht ist (Fig. 2). Die Antipodenkerne befinden sich währenddessen als freie Kerne neben einander in der Plasmamasse und liegen dem Chalazaende des Embryosackes dicht an. Als kugelige Zellen mit irgendwie deutlicher Membran, wie Guignard (l. c.) sie abbildet, sah ich sie bei *Capsella* nie, wohl aber bei *Raphanus raphanistrum* (Fig. 4). Sie bleiben verschieden lang erhalten. In einem Falle (Fig. 2) zeigten sich über dem Gewebepfosten drei kugelige Plasmamassen mit Kernen, sicherlich die Antipoden, während bereits die Embryoanlage aus 4—5 hintereinander

dieser Familie der Nucellus gänzlich verschwunden; seine Resorption muß auf die Tätigkeit des schon mehr oder weniger differenzierten Makrosporeninhaltes zurückgeführt werden. Zur Zeit der Befruchtung sind nach Strasburger (29, pag. 200) „die Gegenfüßlerzellen nicht mehr zu sehen, an ihrer Stelle findet sich stark lichtbrechende Substanz, in der drei schwer nachweisbare Kerne liegen“. An der Auflösung der Antipoden dürfte der noch intakte sekundäre Embryosackkern beteiligt sein, mit dem sie durch Plasmastränge in Verbindung stehen und der ihnen mittelst derselben Nahrung entzieht, um bald ohne sich zu teilen selbst zu verschwinden. Bei der raschen, aber geringen Entwicklung, welche der *Orchideen*-Embryo innerhalb der Mutterpflanze durchmacht, „reichen die im Embryosack schon vorhandenen Stoffe für dessen Fertigstellung der Hauptsache nach aus“ (27, pag. 296, vgl. oben pag. 217) und es kommt nicht zur Endospermibildung.

Ähnlich wie bei *Capsella bursa pastoris* erfolgt die Vergrößerung des Embryosackes durch Nucellusresorption bei der von Guignard untersuchten Familie der *Papilionaceen*, insbesondere bei der Gruppe der *Vicieen* (10, pag. 54). Es ist eine Bestätigung meiner Ansicht, daß auch bei diesen wie bei *Capsella* mit der Auflösung des Nucellus eine Ausbildung der Antipoden in Form nackter Protoplasten oder loser Zellen zusammentrifft. Wenn auch bei manchen Spezies genauere Angaben über die Struktur der Antipoden fehlen, so müssen sie doch dem ersten Typus zugeteilt werden. Dazu nötigen sowohl die Abbildungen als auch die allgemeine Charakteristik derselben in den Conclusions Guignards (10, pag. 141). Dort hebt er besonders ihr Verschwinden vor der Befruchtung hervor und weist ihnen gegenüber auf die Größe, längere Dauer und stärkere Membran der Antipoden bei den *Mimosaceen* und *Caesalpinaceen* hin. Diese letzteren zeigen aber auch in der Entwicklung des Embryosackes und des Nucellus ein anderes Verhalten.

Außer diesem Analogieschluss aus den ähnlichen Verhältnissen bei *Cruciferen* und *Papilionaceen* sprechen für die auflösende Tätigkeit der Antipoden noch andere von Guignard angeführte Tatsachen. Aus der von ihm in Text und Figuren gegebenen Entwicklungsgeschichte des Embryosackes hebe ich folgendes heraus. Vor der ersten Teilung des primären Kerns erreicht einerseits der Embryosack durch Verdrängung der anderen Descendenten des Archespors eine gewisse Größe und andererseits nimmt der Nucellus während dieser Zeit durch Wachstum besonders an der Basis an Länge zu [vgl. z. B. *Cy-*

Protoplasten oder lose Zellen eine namhafte gleichzeitige Resorption des Nucellus zusammentrifft. Im einzelnen dürfte bereits die nähere Besprechung des ersten Beispiels an der Hand von Billings' eigenen Angaben die Rolle der Antipoden in einem anderen Lichte erscheinen lassen, als er sie (3, pag. 65) zusammenfassend darstellt. In der dort (3, pag. 6—10) gegebenen Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von *Linum austriacum* lassen sich vier Stadien unterscheiden. Bis zur Befruchtung wird der Nucellus innerhalb des Tapetums fast ganz resorbiert. An der Resorptionsstelle, ziemlich weit vom sekundären Embryosackkern entfernt, befinden sich im Plasma eingebettet die Antipodenkerne. Nach der Befruchtung „löst die Basis des Embryosackes die darunter liegenden Zellen des Leitungsgewebes gegen die Basis des jungen Samens immer mehr auf“ (3, pag. 7, Fig. 2). Wodurch wird diese Auflösung bewirkt? Die Basis des Embryosackes kann das, wie auch im vorigen Stadium, nur vermittelt aktiver Zellen. Als solche sind hier allein die Antipoden bis zur Endospermentwicklung zugegen. In einem dritten Stadium befinden sich einige freie Endospermkerne nahe der Basis des nunmehr durch eine Einschnürung ziemlich isolierten unteren Embryosackteiles. „Das durch die Auflösung der oberen Zellen des Leitungsgewebes bedingte Wachstum des Embryosackes hört aber mit der Abschnürung auf“ (3, pag. 9). Dieses Leitungsgewebe wird schließlich in einem letzten Stadium von dem normal ausgebildeten Endosperm des oberen Embryosackteiles erreicht und aufgelöst. Ähnlich verhalten sich die übrigen *Linum*-Arten, nur mit dem Unterschiede, daß der Embryosack besonders im unteren Teile enger, mehr haustorienartig ist und daß die vier Entwicklungsstadien sich nicht so deutlich voneinander abheben.

Die zahlreichen von Billings aus den oben angeführten Reihen untersuchten Spezies zeigen hauptsächlich zwei Modifikationen. Bei der Mehrzahl derselben ist der Nucellus zur Zeit der Befruchtung ganz oder bis auf einen kleinen Rest an der Basis aufgezehrt. Um diese Zeit oder bald nachher verschwinden auch die Antipoden. Es zeigen sich also wieder dieselben Beziehungen zwischen den Antipoden und der Nucellusresorption. Besonders deutlich treten diese zutage in dem sehr langgestreckten Embryosack von *Phlox Drummondii*, *Myoporum serratum*, *Globularia cordifolia*, *Scaevola attenuata*, bei denen die Entfernung der Antipoden an der Resorptionsstelle vom übrigen Sackinhalt eine recht beträchtliche ist. Bei der anderen Gruppe, den *Geraniaceae*, *Plumbaginaceae* und *Caprifoliaceae*, ist zur Befruchtungszeit noch ein Viertel bis über die Hälfte des Nucellus

Verbindung und erhält sich ziemlich lange. Für *Potamogeton*, wie für *Ruppia*, *Zanichellia* und *Zostera* gibt schon Hofmeister (19, pag. 692) die Verdrängung des Nucellus durch den Embryosack an. Bei *Zostera marina* schließt Rosenberg (25, pag. 10) aus der Menge und Anordnung des Chromatins in den hier normal vorhandenen drei Antipodenkernen auf ihre ernährungsphysiologische Tätigkeit, ohne indes die Art derselben zu untersuchen. Die Verdrängung des Nucellus seitlich vom Embryosack, das starke Längenwachstum dieses letzteren und die in Fig. 25 daselbst dargestellte Beschaffenheit des Nucellus an der Basis des Embryosackes machen die resorbierende Tätigkeit der Antipoden wahrscheinlich, jedoch mit Hinneigung zu den folgenden Typen. Ohne auf Einzelheiten einzugehen, die vielfach der Nachuntersuchung bedürfen, führe ich noch von den *Monokotylen* als zum I. Antipodentypus gehörig an: *Alisma Plantago* und *Scheuchzeria palustris* (19), *Aloë ciliaris* (12, pag. 151), *Yucca gloriosa* (12, pag. 149), *Tulipa Gesneriana* (7).

Ein Beispiel für das Vorkommen einer Antipode und für die spätere Weiterdifferenzierung derselben bietet *Torenia*. Ich untersuchte zwei nicht bestimmte Spezies dieser Gattung von Java und gelangte bezüglich späterer Stadien zu Ergebnissen, die von denen Balicka-Iwanowskas (2) abweichen. Die jüngsten untersuchten Stadien zeigten den Nucellus schon aufgezehrt, den Embryosack zuerst gleichmäßig schlauchförmig (Fig. 24), dann durch optisch deutlich hervortretende Tapetenzellen, die nur einen engen Durchgang offen lassen, in zwei Teile geschieden (Fig. 26). Bei der einen Spezies ragt der Embryosack über die Mikropyle hinaus (Fig. 25), bei der andern erreicht der sich zuspitzende Eiapparat nur selten die Mikropylenmündung. Der untere Teil des Embryosackes ist eng, stielförmig und unterhalb der Einschnürungszellen von ähnlichen, aber weniger deutlich hervorstechenden Tapetenzellen umgeben. Es ist dies die Anlage der Epithelzellen, die später den kugelig erweiterten unteren Embryosackteil umhüllen, während über denselben die Einschnürungszellen sich bis in die letzten Stadien unverändert erhalten (Fig. 27). In dem stielförmigen unteren Teil ist ein freier Antipodenkern in nicht immer gleicher Höhe zu sehen. Von einem zweiten und dritten Kern bemerkte ich nur selten und nur in jüngeren Samenanlagen undeutliche Spuren. In Übereinstimmung damit wird die Angabe: „Des trois cellules antipodiales une seule subsiste“ (2, pag. 54) dahin zu deuten sein, daß die Einzahl der Antipoden auf die Degeneration der zwei andern, anfangs ebenfalls vorhandenen, zurückzuführen ist.

Neue Gesichtspunkte eröffnen jene Pflanzen, deren Embryosack sich nicht mit der Aufnahme der durch die Nucellusresorption gewonnenen oder durch andere Organe zugeführten Stoffe begnügt, sondern vorhandene, aber entferntere Nahrungsvorräte selbst aufsucht durch sogenannte Haustorienbildung. Beispiele dafür, daß auf die resorbierende Tätigkeit der Antipoden endospermale Haustorien folgen, bieten schon *Linum*, *Myoporum*, *Lobelia* (3, pag. 10, 37, 55), besonders aber die *Scrofulariaceen* und *Plantaginaceen* (2). Balicka-Iwanowska schließt zwar: „Les antipodes . . . semblent avoir une fonction transitoire“ (2, pag. 58), indessen erscheint die immerhin vorhandene Funktion bei näherem Zusehen nicht immer bloß vorübergehend und läßt sich bestimmter erfassen.

Für die resorbierende Tätigkeit der Antipoden von ihrem Entstehen an spricht im allgemeinen das Verschwinden des Nucellus, meistens schon vor der Befruchtung. In einzelnen Fällen tritt diese Funktion und ihre Beziehung zur ganzen Samenanlage noch deutlicher hervor. Bei *Pedicularis palustris* befindet sich unter der Basis des Embryosackes „une colonne cylindrique compacte servant de prolongement au sac embryonnaire“ (2, pag. 56). Die Antipoden sind während der Resorption dieser Nucellussäule an der Auflösungsstelle. Daß sie die Resorption besorgen, lehrt überdies ein Blick auf die Figuren (2, Fig. 34, 35) sowie der Vergleich der zwei Textstellen: „Le sac se developpe dans la direction chalazienne au dépens du nucelle . . . pour former un haustorium“ (2, pag. 57) und: „Les antipodes sont très prononcées et persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien“ (2, pag. 59). Mit fast denselben Worten erwähnt die Autorin (2, pag. 50) auch für *Linaria cymbalaria* diese Ausdauer der Antipoden. Läßt schon dieser enge Anschluß der Haustorien an die Antipoden mehr als ein zeitliches Nacheinander vermuten, so sind für einige Fälle bestimmte Beobachtungen vorhanden, welche zeigen, daß die Antipoden nach der Nucellusresorption auch an der Bildung des Chalazahaustoriums sich beteiligen, was sich dann auch in ihrem vom I. Typus abweichenden Bau ausdrückt. Auf irgend eine „haustoriale“ Tätigkeit deutet schon die Übereinstellung der Antipoden im zugespitzten Embryosack hin, z. B. bei *Linaria cymbalaria* (2, Fig. 16), bei den verschiedenen *Plantago*-Spezies (2, Fig. 45—54), bei *Klugia Notoniana* (2, Fig. 88). Auch *Torenia* gehört hierher. Für *Martynia bicolor* und *Campanula rotundifolia* spricht dies die Autorin selbst aus (2, pag. 60, 64). Die letzten Beispiele verweisen bereits auf eine höhere Differenzierung

II. Die Antipoden als rundlicher Zellkomplex.

A.

Was den II. Antipodentypus vom ersten unterscheidet, ist der innige Zusammenhang der mit deutlicher Membran versehenen und untereinander verwachsenen Zellen. So bilden sie einen Zellkomplex. Indem die einzelnen Zellen gleichmäÙig ohne Bevorzugung einer bestimmten Richtung sich entwickeln und aneinander lagern, bildet das Ganze einen rundlichen Komplex ebensolcher Zellen. Hierin liegt der Hauptunterschied gegenüber dem III. Antipodentypus. Es fragt sich nun, ob dem so abgegrenzten Typus auch eine besondere physiologische Bedeutung zukommt und welcher Art diese ist.

Dafür, daß den Antipoden auch bei dieser Ausbildung eine wirkliche Funktion im Dienste des Embryos obliegt, gelten fürs erste dieselben Gründe allgemeiner Art, wie sie für den I. Typus angegeben wurden (pag. 217). Das Gewicht dieser Gründe wird um so größer, da bei der stärkeren Entwicklung der Antipoden auch ihre Tätigkeit und damit ihre nützliche oder schädliche Einwirkung auf ihre Umgebung nachhaltiger und von längerer Dauer ist. Zunächst muß zur Begründung dieses Typus der Beweis erbracht werden, daß seine Funktion von derjenigen des I. Typus verschieden ist.

Abgesehen davon, daß schon die morphologische Verschiedenheit auf eine verschiedene Funktion hinweist, ergibt sich der Beweis nach der negativen Seite hin aus dem Vergleich der beiderseitigen Verhältnisse. Diese lassen sich für den II. Typus in den Satz zusammenfassen: Der Embryosack vergrößert sich, besonders so lange die Antipoden aktiv hervortreten, nicht durch Resorption des Nucellus, sondern fast ausschließlich nur durch Wachstumsvorgänge im umgebenden Nucellus, der im wesentlichen immer erhalten bleibt. Am klarsten fand ich diese Verhältnisse bei den *Ranunculus*-Arten.

Zur Zeit der Anlage des Antipodenapparates nimmt der Embryosack das obere Drittel des Nucellus ein und ist seitlich von 2—3, an der Kernwarze von 3—4 Zellagen bekleidet (Fig. 7). Eine axiale Gruppe Nucelluszellen, auf der das untere Ende des Embryosackes aufliegt, hebt sich bereits in diesem Stadium durch die Zellwände optisch scharf von der Umgebung ab und ist jetzt schon gegen lösende Reagentien widerstandsfähiger. Die Ausdehnung des Embryosackes in die Länge und Breite erfolgt nun keineswegs unter Auflösung der anliegenden Nucellusschichten, sondern unter allgemeinem starken Wachstum durch Zellvermehrung und Streckung in der Längsrichtung der Samenanlage. Eine resorbierende Tätigkeit der Antipoden ist

Ich gehe nun zur positiven Ermittlung der Funktion dieses Antipodentypus über an Hand desselben Beispiels, der *Ranunculaceen*. Der Embryosack derselben erreicht, bevor es zur Bildung des fertigen Endosperms kommt, eine bedeutende GröÙe. Es muß also in demselben für dieses Wachstum und für das zu bildende Endosperm ein reicher Vorrat an Bildungstoffen teils zum voraus angehäuft, teils während der Anlage des Endospermgewebes neu beschafft werden. Da eine entsprechende Stoffgewinnung durch Resorption ausgeschlossen ist, wird der Bezug dieser Stoffe von außen notwendig. Nach den Verhältnissen, welche die Samenanlagen hier zeigen, muß dieser bedeutende Nahrungsstrom zum größten Teil durch die Antipoden gehen. Da der Nucellus bei sämtlichen untersuchten *Ranunculaceen*, wie für diese und andere Pflanzen bereits von Westermaier (31) und Osterwalder (23) nachgewiesen wurde, schon frühe überall von cuticularisierter Membran überzogen ist, kann der Nahrungsstrom nur von der Chalaza her in denselben gelangen. Über der Endverzweigung des starken RaphegefäÙsstranges in der Chalaza sind die Zellen vielfach sehr inhaltreich, können daher nach dem Vorgange Billings' (3, pag. 4) als Nährgewebe bezeichnet werden. In jüngeren Stadien kommt die später zum Postament entwickelte Zellgruppe der Abgangsstelle des Integumentes nahe (Fig. 7), nimmt infolge dessen den von der Chalaza aufsteigenden Nahrungsstrom auf und leitet ihn der Basis des Embryosackes zu, die hier noch ganz von den Antipoden eingenommen wird. In älteren Stadien kommt auch ein Ring des übrigen Nucellus mit der Basis des Embryosackes in Berührung (Fig. 8, 9), es deuten aber keine Anzeichen darauf hin, daß dem Embryosack von hier aus Nahrung zugeführt werde. Die Natur der Postamentzellen stimmt immer mit ihrer Aufgabe überein, insofern die scharf konturierten Zellmembranen zwar widerstandsfähiger, aber nicht cuticularisiert sind, da sie sich in konz. H_2SO_4 lösen. Überdies scheinen nur die am Außenrand des freien Postamentes befindlichen Zellen stärkere Membranen zu besitzen, ihrem mechanischen Zwecke entsprechend, während die mehr zentralen zarter sind.

Es liegen auch im Embryosack selbst Merkmale vor, die auf die Antipoden als Vermittler der Nährstoffe hinweisen. Schon in jungen Embryosäcken steht der Eiapparat und Embryosackkern mit dem Antipodenapparat durch eine breite Plasmabrücke in Verbindung. Damit ist eine ununterbrochene Leitungsbahn von der Chalaza bis zur Embryoanlage hergestellt. In der Nähe der Antipoden kommen

ihnen von der Chalaza zugeleitete Nährmaterial als Rohstoffe — meist Kohlenhydrate — auf, verarbeiten und verwandeln sie in ihrem Innern in eine besondere, für die Embryo- und Endospermentwicklung unmittelbar brauchbare Form — wahrscheinlich eiweissartige Stoffe — und geben sie so verändert in das Innere des Embryosackes ab.

In bezug auf die drei Phasen: Aufnahme, Verarbeitung und Weitergabe, stimmt dieses Ergebnis mit den von Schniewind-Thies für die Septalnektarien und von Ikeda (20) für die Antipoden von *Tricyrtis hirta* gewonnenen Resultate überein. Dabei besteht die Hauptaufgabe der Antipoden in der Umwandlung der Stoffe. Dagegen ist die Bestimmung dieser Verarbeitung mit Kohlenhydraten und den nötigen stickstoffhaltigen Verbindungen als Ausgangspunkt und eiweissartigen Stoffen als Endpunkt ein neues, wenn auch nur hypothetisches Resultat. Diese Hypothese würde freilich der von Schimper vertretenen Ansicht vom Orte der Eiweissbereitung widersprechen. Da aber nach anderer Ansicht Eiweissbildung eventuell in jeder Zelle möglich ist, so sind Anzeichen für eine solche in den Antipoden nicht von vornherein abzuweisen.

Kohlenhydrate sind in löslicher Form und als Stärkekörner nach meinen und fremden Untersuchungen an den Zufuhrstellen zu den Antipoden reichlich vorhanden. Bei *Ranunculus bulbosus* z. B. zeigte die Jod-Jodkaliumreaktion an frischen jungen Samenanlagen eine allgemeine bläuliche Färbung des ganzen Nucellus; in einem anderen Präparat wies dieselbe Reaktion neben Stärkekörnern im Integument deutlich einen bläulichen Streifen direkt unter den Antipoden nach; bei *Anemone nemorosa* und *hepatica* war körnige Stärke in der Chalaza reichlich vorhanden und wurde gegen die Antipoden hin feinkörniger. Im Postament, wenn ein solches vorhanden, und in den Antipoden selbst habe ich nie Stärke gefunden. Für das Vorhandensein stickstoffhaltiger Stoffe muß ich mangels diesbezüglicher Reaktionen darauf verweisen, daß der starke, aus Gefäßen und Tracheiden gebildete Gefäßteil des Funiculusbündels die Zufuhr reichlicher Mengen Wassers ermöglicht, das gewiss an Nährsalzen, also auch Nitraten, reich sein wird. Dazu kommt noch, daß die in grosser Menge im Embryosack sich anhäufenden Eiweissstoffe sich als solche ausserhalb desselben nicht entsprechend reichlich nachweisen lassen. Ebenso fehlen dort die ihrer Leitung eigenen Elemente, die Siebröhren.

Die Umgebung des Embryosackes ist also stärkereich, sein Inneres stärkefrei, aber eiweißreich, an der Grenze beider und im engen Anschluß an beide stehen die Antipoden als notwendige Durchgangsstelle dieser Stoffe: das beweist nach meiner Ansicht, daß die Antipoden auch die Stätte und das Werkzeug der Umwandlung dieser Stoffe sind.

Dieselben weisen nun auch selbst Eigentümlichkeiten auf, die mit ihrer Tätigkeit zusammenhängen und sie als stark entwickelte Drüsenzellen charakterisieren. An Umfang übertreffen sie alle anderen Zellen in- und außerhalb des Embryosackes weit, besonders bei den *Ranunculaceen* und *Gramineen*, so daß sie oft makroskopisch wahrnehmbar sind. In jungen frischen Samenanlagen von *Ranunculus bulbosus* nehmen sie die Hälfte des Embryosacklumens ein und schwellen in Wasser bis über zwei Drittel desselben an. Später behalten sie bei den verschiedenen Spezies eine ziemlich konstante Größe bei. Ebenso bewahren sie stets dieselbe Form turgescenter Blasen. Diese pralle Form und der Umstand, daß sie diese noch zeigen, wenn sie im Endospermgewebe wie eingemauert sind, werden offenbar durch den Turgor bedingt, der demnach trotz der starken Diosmose ein sehr andauernder und gleichmäßiger ist, und zum Teil auch durch die Festigkeit ihrer Membran. Der Zellinhalt ist plasmareich, aber stärkefrei; auch Osterwaller gelang es nie, Stoffe wie Stärke oder Zucker darin zu entdecken (23, pag. 36). Dagegen beobachtete Westermaier einmal körnige Stärke in den Antipoden von *Helleborus viridis* (31, pag. 9). Die Stärke, die auch nach meinen Präparaten bis an die Antipoden in der Chalaza vorkommt, muß in gelöstem Zustande in dieselben hineingelangen. Bei dem schroffen Temperaturwechsel, dem diese Pflanze zur Blütezeit ausgesetzt ist, kann ein momentaner Niederschlag dieser Stärke in den Antipoden vor der Verarbeitung nicht unwahrscheinlich sein. In jungen und mittleren Stadien sind die Antipoden von Inhalt vollgepfropft. Bei *Ranunculus auricomus* und *acer* sah ich oft in nahezu reifen Samen die Antipoden ihrer Membran und Form nach noch deutlich, dagegen sozusagen inhaltsleer. Viel markanter als in ihrem plasmatischen Inhalt tritt ihre Drüsentätigkeit in den Eigenschaften ihrer Zellkerne hervor. Die eingehenden Untersuchungen von Osterwaller, Rosenberg und Ikeda führen zu interessanten Vergleichen mit ähnlichen Erscheinungen im Pflanzen- und Tierreich. Die Vergleichsobjekte sind die Septalnektarien einzelner Pflanzen und die Drüsenzellen der *Drosera*-Tentakel sowie animalische Drüsenzellen, besonders

unregelmäßig eckige über. Die Kerne scheinen an Masse zu verlieren, sie werden blasser und durchsichtiger. Am deutlichsten sind diese Anzeichen der Degeneration, wenn die Kerne zugleich einer Art Fragmentationsprozesses verfallen. In Antipodenzellen, die sonst regelmäßig nur je einen Kern besitzen, wie bei *Ranunculus bulbosus*, sind in der Degenerationszeit mehrere Kerne vorhanden, die sich durch ihre Gestalt und ihr Aussehen deutlich als Zerfallstücke bekunden. Ich erblicke in diesem Vorgang ein Gegenstück zu dem später zu erörternden Vorkommen mehrerer lebenskräftiger Kerne in einer Antipode. Wie dort durch die Kernvermehrung eine größere gleichzeitige Wirksamkeit ermöglicht wird, so wird hier durch den Zerfall des hypertrophisch großen Kernes in mehrere Stücke eine raschere Ausnutzung und anderweitige Verwendung seiner Stoffe befördert. Ähnliche Vorgänge in den Antipoden schildert Osterwalder (23, pag. 38) und Ikeda (20, pag. 49), und Rosenberg (24, pag. 74) für die Drüsenzellen von *Drosera*. Ikeda hebt auch noch (20, pag. 50) das analoge Verhalten der degenerierenden Antipoden zu den sezernierenden Pankreaszellen der Amphibien in der fibrillären Struktur des Cytoplasma hervor.

Eine Besonderheit der Membran kann nach dem bereits über die Antipoden Gesagten nicht auffallend sein, indessen führten meine Untersuchungen zu Ergebnissen, die von der gewohnten Auffassung abweichen. Über die chemische Beschaffenheit der Antipodenmembran findet man in der Literatur wenig Angaben. Man scheint sie als gewöhnliche Cellulosemembran zu betrachten. Von den Membranen der Antipoden bei *Aconitum napellus* sagt Osterwalder: „Wie die Reaktion ergibt, bestehen sie aus Cellulose.“ (23, pag. 36.) Diese Spezies habe ich darauf nicht nachgeprüft; bei allen untersuchten Spezies aus verschiedenen Familien der *Mono-* und *Dikotylen* erhielt ich in keinem einzigen Fall an der Antipodenmembran mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 die Cellulosereaktion, so deutlich dieselbe auch im übrigen Gewebe eintrat. Immer stellte sich an frischem wie an durch Alkohol konserviertem Material mit Jod-Jodkalium allein mehr oder weniger deutlich Gelbfärbung ein, die bei Zusatz von H_2SO_4 tiefgelb wurde, auch nach vorheriger Behandlung mit Kalilauge und Salzsäure oder nach Isolierung mit dem Schultze'schen Macerationsgemisch. Dieses Verhalten zeigten die Membranen sowohl in jüngern wie in älteren und ältesten Stadien. Als Beispiele greife ich heraus: *Ranunculus acer*, *Anemone hepatica*, *Caltha palustris*, *Fumaria officinalis*, *Pulmonaria officinalis*, *Torenia*, *Costus*, *Elettaria*, *Pinanga*,

der Membran von *Anemone nemorosa* spricht für meine Vermutung: an dem Blasenteil der Antipode, wo die Diosmose der verarbeiteten Stoffe erfolgt, tritt Gelbfärbung ein, dagegen zeigt die Membran des Stieles, durch welchen die Antipoden das Rohmaterial von der Chalaza her beziehen, die ungestörte Cellulosereaktion. Damit stimmt des weitern das chemische Verhalten der zu den Antipoden hinführenden Leitungs- oder Postamentzellen überein. Ihre Membranen nehmen mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 eine grünlich-blaue Färbung an.

Die Erscheinungen, welche mir die verarbeitende Tätigkeit der Antipoden zu beweisen scheinen, sind demnach kurz folgende: die Herkunft und die Bahn der im Embryosack befindlichen Stoffe, deren Beschaffenheit aufser- und innerhalb des Embryosackes in ihrer Beziehung zur Endospermibildung und die besondern Eigenschaften der Antipoden und ihrer nächsten Umgebung.

B.

Aufgabe dieses Abschnittes ist es, an den Vertretern des II. Antipodentypus das Vorhandensein derselben physiologisch bedeutsamen Verhältnisse nachzuweisen, sowie den Beweis zu liefern, daß gerade die Verschiedenheiten in ihrer typischen Ausbildung mit ihrer Funktion zusammenhängen.

Eine Stufe wenig entwickelter Antipoden dieses Typus bieten die *Mimosaceen* und *Caesalpinaceen*. Ihre Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den *Ranunculaceen* ist bereits (pag. 228) gezeigt worden. Die anfangs in der Embryosackmutterzelle vorhandene Stärke verschwindet bald (10, pag. 25, 26). Die Antipoden selbst sind gegenüber denen der *Papilionaceen* ziemlich groß, „elles s'y montrent comme des cellules à membrane assez épaisse“ (10, pag. 141), auch ihre Kerne sind nach den Zeichnungen von entsprechender Größe. Von den Antipoden der *Ranunculaceen* unterscheiden sie sich jedoch durch ihre kürzere Dauer und die Zartheit der Membran. Dies stimmt mit der überhaupt geringeren Größe der Samenanlagen wie auch damit überein, daß bei ihnen das Endosperm schwächer entwickelt ist als bei den *Ranunculaceen*.

Ich untersuchte auch einige *Palmen*-Spezies, deren aus Java stammende Samenanlagen mir Prof. Westermayer gütigst zur Verfügung stellte. Die Verhältnisse sind bei den untersuchten Samenanlagen von *Loxococcus rupicola*, *Pinanga molucana* und *patella* ziemlich dieselben. Bei *Pinanga molucana* (Fig. 16) liegen die drei Antipoden mit nicht gerade festen Membranen und mittelstarken Kernen dem Eiapparat

Die stufenweise stärkere Entwicklung und Tätigkeit der Antipoden läßt sich innerhalb dieser Familie noch weiter verfolgen. Vereinzelt fand ich einmal bei *Ranunculus auricomus* in den Antipoden mehr als je einen Kern, lange bevor deren Degeneration eintritt. Zahlreich sind solche Beispiele mehrkerniger Antipoden aus den übrigen Gruppen der *Ranunculaceen* bekannt und schon so eingehend beschrieben worden, daß deren Nichtbeachtung in physiologischer Hinsicht auffallen muß. Nach der ausführlichen Schilderung Guignards schließt der wiederholte Verdopplungsvorgang der Antipodenkerne bei *Anemone hepatica* mit einer mehr oder weniger vollständigen Trennung der Teilkerne (12, pag. 166). Nach neueren Untersuchungen desselben Verfassers besitzt jede der großen Antipodenzellen von *Anemone nemorosa* vor der Befruchtung mehrere, oft vier Kerne, die sich hypertrophieren und während der Endospermbildung resorbieren (15). Mehrkernige Antipoden wurden auch beobachtet bei *Clematis cirrhosa* (12, pag. 165), bei *Trollius europaeus*, *Aconitum lycoctonum* (31, pag. 11) — bei *Aconitum napellus* dagegen nie (23, pag. 37) —, wieder bei *Caltha palustris* und *Eranthis hiemalis* (18, pag. 21, 70) und außerhalb der *Ranunculaceen*-Familie bei *Anoda hastata* (12, pag. 177), *Cornucopiae* und *Alopecurus pratensis* (12, pag. 147). Im allgemeinen ist man geneigt, solche Kernteilungen als Zerfallserscheinungen alternierender Kerne ohne physiologische Bedeutung zu betrachten. Für die vorliegenden Beispiele stehen sichere Merkmale dieser Auffassung entgegen.

Die erste Teilung des einen Antipodenkerns erfolgt nach den ausdrücklichen Angaben Guignards (10, pag. 63, 12, pag. 177) und Hegelmaiers (18, pag. 70) lange vor der Befruchtung, und es geht derselben ein bedeutendes Wachstum des Kernes voraus. Die beiden Hälften vergrößern sich wieder und teilen sich nochmals mit oder ohne Trennung der Teilstücke. Währenddessen treten keine Anzeichen des Zerfalls auf; dieser erfolgt überhaupt erst längere Zeit nach der Befruchtung sowohl bei *Ranunculaceen* als *Gramineen*. Auf die richtige Deutung dürften darum eher ähnliche Erscheinungen in zweifellos ernährungsphysiologischen Organen führen. Solche sind der mächtige Suspensor und das junge Endosperm der *Papilionaceen* (10, pag. 61), das Endosperm von *Eranthis hiemalis* (18, pag. 72). Auf solche Analogien bezieht sich auch Lloyd für seine Auffassung der mehrkernigen Integumentzellen und Makrosporen von *Crucianella* (22, pag. 46). Jene Fälle, in welchen die Teilkerne sich nicht trennen, sondern zusammen einen gelappten Kern bilden, gleichen jenen von

Äquivalent an die Seite zu stellen und, weil vor jenem entstanden, „Erstlingsendosperm“ zu nennen. In diesem Sinne ist Westermaier zu verstehen und diese Ansicht kann nicht schlechthin als „erreur“ (9, pag. 33) bezeichnet werden, sondern es muß Fall für Fall untersucht werden. Bei *Zea Mais* nun scheint es nicht zur dauernden Angliederung dieses Antipodengewebes an das Endosperm zu kommen, weil nach dem erkannten Zusammenhang der Xenienbildung mit der doppelten Befruchtung das Samenendosperm wohl ausschließlich vom sekundären Embryosackkern stammt (6; 30), während das Antipodengewebe allmählich aufgezehrt wird (14, pag. 9). Daher würden sich die Antipoden von *Zea Mais* ausser durch ihre diametrale Stellung wenig von denen der zweiten Gruppe Westermayers unterscheiden.

Für diese sieht Westermaier die Antipoden als „die letzten Vermittler und Apparate der Endospermbereitung“ (31, pag. 15) an. Tatsächlich sind nun die Antipoden bei den hiezu gezählten Arten *Hordeum sativum* und *Secale cereale* so stark und zahlreich, daß sie ganz gut als Nährgewebe für das zu bildende oder sich bildende Endosperm bezeichnet werden können. Von solchen *Gramineen* untersuchte ich einige, um die Verhältnisse aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Die Wachstums- und Ernährungsweise der Samenanlage entspricht ganz derjenigen der *Ranunculaceen*. Das einseitige Wachstum des Embryosackes und die seitliche Stellung der Antipoden ist noch stärker und allgemeiner. Der Nucellus ist noch spät reichlich vorhanden, wie auch Guignard für *Zea Mais* bestätigt (14, pag. 8). Die Cuticulahülle des Nucellus, die vermittelnde Stellung der Antipoden zwischen der äußeren Nahrungsquelle und dem endospermreichen Embryosack, ihr eigener Reichtum an Plasma- und Kernmasse beweisen ebenso ihre Funktion. In jüngern Stadien von *Anthoxanthum odoratum* (Fig. 19), *Triticum repens* (Fig. 20), *Avena pubescens* (Fig. 17), *Secale cereale*, *Lolium perenne* sind die Antipoden in dem verengten Ende des Embryosackes birnenförmig. Bei *Avena pubescens* erreichen sie, später mit breiter Fläche der Embryosackwand aufsitzend, eine enorme Gröfse und besitzen entsprechend grofse Kerne, die bald hypertrophisch noch gröfser werden mit 4—5 Nucleoli (Fig. 18). Teilung der drei einkernigen Antipoden oder ihrer Kerne sah ich bei dieser Spezies nie. In *Triticum repens* beobachtete ich in einer Antipode zur Zeit der Befruchtung zwei Kerne (Fig. 20), in einem späteren Stadium liefsen sich im Antipodenkomplex drei Gruppen unterscheiden, von denen jede 2—8 Kernmassen mit mehreren Nucleoli

Auf die Kombinationen des II. Antipodentypus mit den beiden andern Typen dehnte ich meine Untersuchungen nicht aus; ich begnüge mich daher mit dem Hinweis auf einige Beispiele aus der Literatur, zunächst für die Kombination des I. und II. Typus. Schon bei *Zostera marina* ist in der Grösse der Kerne und in der oft birnenförmigen Gestalt der Antipoden (25, Fig. 18) ihre Annäherung an den II. bzw. III. Typus nicht zu verkennen. Auch das eigenartige Verhalten der Antipoden von *Globularia cordifolia* (3, pag. 41) dürfte sich als eine Kombination des I. und II. Typus erklären lassen. Nachdem der Nucellus schon früh vollständig resorbiert ist, liegen die Antipoden als „große blasenförmige, mit Zellwänden abgegrenzte Zellen“ unten im langgestreckten Embryosack und bleiben während der Endospermbildung lange erhalten.

Bei derartigen Fällen ist nicht nur der Charakter der Antipoden selbst, sondern auch ihre Stellung im Embryosack in Beziehung zum Ort und zur Zeit, wo und wann Resorption stattfindet, zu betrachten. Während sie z. B. bei den *Ranunculaceen* und *Gramineen* seitlich frei im Embryosack stehen, sind sie anderwärts diametral in dem verengten Ende des Embryosackes, der sich gegen die Chalaza hin verlängert, eingezwängt, weisen aber im übrigen deutlich höhere Entwicklung auf. Als ein solches Beispiel führe ich *Richardsonia pilosa* an, deren drei gleichartige Antipoden schon als nackte Zellen große Kerne besitzen und sich später noch mit Membranen umgeben. Lloyd bemerkt von ihnen: „They present the appearance of certain glandular cells“ (22, pag. 55). Da sich ihre Umgebung als in Resorption begriffen zeigt, deutet alles zusammen auf eine kombinierte auflösende und verarbeitende Tätigkeit der Antipoden hin.

Ähnliche Antipoden hat auch das von Klercker (21) und Strasburger (28) untersuchte *Ceratophyllum submersum*. Wahrscheinlich überwiegt hier die verarbeitende Tätigkeit, da der Nucellus noch an der Bildung der Samenhülle beteiligt ist, also nicht bedeutend resorbiert wird, während die Nahrungsstoffe über die Antipoden in den Embryosack gelangen. Dafs aber die Antipoden dennoch relativ klein sind, stimmt auffällig mit der eigentümlichen ärmlichen Endospermbildung nur im oberen Teil des Embryosackes überein.

C.

Die Beziehungen, welche bei den Vertretern des II. Typus zwischen den Wachstums- und Ernährungsverhältnissen der Samenanlage und den Antipoden bestehen, fasse ich im folgenden zusammen.

Diese Tatsache ist an sich erklärlich, indem der unbedeutend wachsende Keimling während dieser Zeit eines besonderen Ernährungsorgans nicht bedarf, als welches oft ein starker Suspensor dient. Auf der anderen Seite sind aber bei den Vertretern des I. Antipodentypus, wo die Antipoden zurücktreten, andere Ernährungseinrichtungen, vor allem Suspensor und Embryosackepithel, vorhanden. Den Suspensor fand ich, sofern er zum Vergleich mit dem II. Antipodentypus herangezogen werden muß, in zwei Modifikationen vor. Jede derselben zeigt auffallende Übereinstimmung mit den Antipoden.

Bei der einen Gruppe bildet der Suspensor eine blasenförmige, gegenüber dem Embryo sehr große Zelle, die entweder die einzige Suspensorzelle ist, wie bei den *Potamogetonaceen*, oder die äußerste des mehrzelligen Suspensors, wie bei *Alisma Plantago* und *Capsella bursa pastoris*. Die Suspensorblase von *Potamogeton natans* und *crispus*, die ich untersuchte, ist ganz ähnlich derjenigen von *Zostera marina*, die Rosenberg beschreibt (25, pag. 11). Eine birnenförmige Verjüngung derselben gegen die Mikropyle nahm ich jedoch nicht wahr. Früh schon liegt ihr Endosperm mit freien Kernen dicht an, später ist sie nach dem Embryosackinnern hin von weitmaschigem Endospermgewebe umgeben. Was dieses Gebilde als ein kräftiges Ernährungsorgan (25, pag. 12) charakterisiert und zugleich den Antipoden vergleichbar macht, ist seine Größe, sein Plasmagehalt, der große Kern und der reiche Gehalt an Stärke. Letztere fand ich in einem Fall reichlich in Körnerform auf dem plasmatischen Netzwerk. Auf Jod-Jodkalium allein und mit H_2SO_4 zusammen reagierten sonst Inhalt und Membran durch Gelbfärbung. Dadurch unterscheidet sich diese Suspensorausbildung von jener bei *Alisma* und *Capsella*, während sonst Plasmareichtum und Größe des Kernes die gleichen sind. Bei diesen färbt sich nämlich die Suspensorblase, nicht aber die übrige Keimanlage mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 blau bis grünblau; sie ist zwischen die Integumentwülste eingezwängt und reißt sich leicht von den übrigen Suspensorzellen los. Bei *Alisma Plantago* ist sie birnenförmig, aber am Ende wie gerade abgeschnitten. Diese Stelle der Membran ist sehr zart und paßt auf eine gleich große Stelle der sonst überall cuticularisierten Embryosackwand. Da die Integumente um die Mikropyle mit körniger Stärke versehen sind, bildet diese Membranstelle offenbar einen Durchgang für die Nahrungstoffe (Fig. 6). In der Suspensorblase sah ich bei diesen zwei Gattungen nie Stärke.

Embryosack nicht unmittelbar anliegen und nicht massig entwickelt sind, fehlen für das Vorhandensein eines solchen Organs die Vorbedingungen. Andererseits ist bei jenen Familien, die dasselbe haben, besonders sind es *Compositen* und andere *Sympetalen*, aber auch *Choripetalen*, der Nucellus schon früh resorbiert, zum Teil mit Hilfe der Antipoden des I. Typus. Die Resorption der oft sehr dicken Integumente wird dann, teilweise wenigstens, von der innersten Schicht derselben übernommen. Wie die Funktion des Epithels derjenigen des I. und II. Antipodentypus ähnlich ist, so läßt sich auch in den histologischen Merkmalen eine gewisse Übereinstimmung nicht verkennen. Diese bezieht sich auf die Grösse und drüsenähnliche Form der Epithelzellen, ihren reichen Plasmagehalt und grossen Kern (vgl. 9, pag. 9), die eigenartige Beschaffenheit der Membran dem Embryosack entlang, die in Aussehen und Verhalten sehr derjenigen mancher Antipodenblasen, z. B. der *Ranunculaceen*, ähnelt.

III. Die Antipoden als Einzelzellen oder Zellkomplex von langgestreckter Gestalt.

A.

Als sich im Verlaufe der Untersuchungen die Möglichkeit und die Notwendigkeit herausstellte, die Antipoden nach ihrer anatomisch-physiologischen Gestaltung in drei Gruppen zu scheiden, glaubte ich zuerst, die blasenförmigen, mit einem Stielfortsatz versehenen Antipoden, z. B. von *Anemone*, als III. Typus aufstellen zu sollen. Eine eingehende Vergleichung der gewonnenen Resultate und der Literaturangaben führte aber dazu, ein Vorkommen der Antipoden als III. Typus anzunehmen, von dem ich zwar kein Beispiel näher untersucht hatte, das aber in der Literatur schon mehrfach hinreichend geschildert worden war. Die anfangs für typisch angesehenen Beispiele ergaben sich dann als eine Kombination des II. und III. Typus und werden gegebenen Orts besprochen werden, während ich mich für diesen allgemeinen Abschnitt auf die Untersuchungen von Goldflus (9) und Lloyd (22) stütze.

Der Hauptunterschied des III. vom II. Typus besteht darin, daß der ganze Antipodenapparat eine ausgesprochene Streckung in einer Richtung zeigt. Die längsgestreckte Gestalt des Ganzen ist bedingt durch die meist längliche Form schon der einzelnen Zellen und die gegenseitige Anordnung derselben, kann aber im übrigen auf verschiedene Weise erreicht werden. Geradezu typisch ist die Anordnung der an sich gestreckten Antipoden in ihrer Längsrichtung hintereinander z. B.

unbedeutend sein, schon weil die Antipoden dasselbe nur mit schmaler Fläche berühren. Überdies bleibt das Leitgewebe seiner Funktion entsprechend auch länger erhalten und von der Resorption unberührt, wie Goldflus neben anderen besonders für *Dracopis amplexicaulis* (9, pag. 20) ausdrücklich angibt.

Dagegen ist die Hauptbedeutung der Antipoden durch ihre Gestalt, ihre Anordnung in einer Linie und durch ihren engen Anschluß an das Leitgewebe und die Zuleitungsorgane überhaupt, sowie durch ihre Stellung im Embryosack, dem Endziele der Stoffleitung, deutlich gekennzeichnet. Ich bezeichne daher ihre Funktion als eine *haustoriale*, glaube aber darin mehrere Momente unterscheiden zu müssen. Am meisten tritt ihre Anpassung für die Stoffleitung hervor, einmal durch die gestreckte Gestalt und seriale Anordnung der Zellen, dann durch ihre Eingliederung in die Leitungsbahn zum Embryosack. Dafs aber die Antipoden nicht blofs passive Leitungsröhren sind, sondern auch die Stoffe aktiv in sich auf- und weiter saugen, bekundet ihr Gehalt an Plasma- und Kernmasse. Die häufige kolbenförmige Anschwellung der untersten Antipode dürfte als eine Oberflächenvergrößerung des Saugteiles zu betrachten sein. In diesen zwei Funktionen, der Aufsaugung und Weiterleitung der Nahrungsstoffe, besteht die Hauptarbeit dieses Antipodentypus, der dadurch zum *haustorialen* wird. Damit sind verwandte Funktionen nicht ausgeschlossen. Ich meine vor allem die *Auflösung* von benachbarten Gewebeteilen, um sie dadurch der Absorption fähig zu machen. Eine solche Tätigkeit steht zur Gesamtfunktion in naher Beziehung und ist als untergeordnete Nebenfunktion wohl möglich in manchen sonst typischen Fällen. Sobald sie aber stärker wird und daher in ihrer Umgebung leichter erkennbare Spuren zurückläßt, weichen die Antipoden auch von der typischen Ausbildung ab, ein Umstand, der für die Regel spricht. Als Beispiele hiefür nenne ich jetzt schon *Centaurea crocodylium* und *Dahlia gracilis* (9, pag. 13, 16).

Darin liegt schon eine Modifikation dieses Typus, der, wie ich aus allem den Eindruck gewinne, bei nahe stehenden Pflanzen vielerlei Abwechslung zeigt. Diese Mannigfaltigkeit, für welche im nächsten Abschnitt neue Beispiele beigebracht werden, hängt sicher auch mit der Natur der typischen Funktion zusammen, die selbst aus mehreren Teilfunktionen besteht.

B.

Ein vergleichender Blick auf die von Goldflus und Lloyd in ihren Arbeiten gebotenen Figuren zeigt uns schon eine reiche Aus-

Fig. 62—64), nur stechen bei letzterer zwei Begleiterscheinungen besser hervor: die innige Verbindung der Antipoden mit einem Strang langgestreckter Zellen und das Zurücktreten einer Resorptionswirkung, indem zwischen den Antipoden und dem Epithel noch lange eine Nucellusschicht erhalten bleibt.

Da die resorbierende Tätigkeit vorwiegend dem I. Antipodentypus eigen ist, wie die verarbeitende dem II., so muß man jene Fälle, in welchen diese Funktionen mit derjenigen des III. Typus vorkommen, als Kombinationen auffassen. Hieher gehören die schon (pag. 249) erwähnten *Centaurea crocodylium* und *Dahlia gracilis*. Für letztere muß besonders der Mangel eines „cordon conducteur“ unter den Antipoden und die Anordnung der zwei- bis mehrkernigen drei Antipoden in zwei Etagen auffallen (9, pag. 16). Auf die nahen Beziehungen, in welchen die Antipoden des I. Typus vielfach zu den Haustorien stehen, ist schon (pag. 225) hingewiesen worden. Bei den *Plantago*-Spezies finden sich verschiedene „haustoriale“ Anordnungen der Antipoden neben einander vor (2, Fig. 45—54).

Neues Interesse bietet eine Reihe von Kombinationen des III. mit dem II. Typus, für die meine Untersuchungen die meisten Beispiele lieferten. Bei der Vereinigung der haustorialen und verarbeitenden Funktion in einem Apparat treten diese verschieden stark hervor. So haben wir einerseits Antipoden des II. Typus mit geringer Abweichung nach dem III. Typus hin wie bei den *Ranunculeen*, anderseits Antipoden des III. Typus, deren oberster Teil, einer oder mehreren Zellen angehörend, durch eine stärkere Entwicklung in die Breite sich dem II. Typus nähert, z. B. *Scorzonera alpina* (9, Fig. 20), *Diodia Teres* (22, Pl. 13, Fig. 5, 6). In gewissem Sinne in der Mitte zwischen beiden Typen stehen die im folgenden beschriebenen Kombinationen, unter denen wieder eine große Mannigfaltigkeit herrscht nach der Zahl der Antipoden und der Art ihrer Beteiligung an der Kombination.

An erster Stelle ist das Vorkommen einer einzigen Antipode in dieser kombinierten Ausbildung zu behandeln, und zwar bei *Torrenia* in Weiterführung des bereits (pag. 223 f.) über deren Entwicklungsgang Gesagten. In welchem Stadium die Antipode ihre bleibende Gestalt erlangt, konnte nicht genau festgestellt werden; es scheint bald nach der Befruchtung der Fall zu sein. Von da an bleibt sich die Antipode bis in die ältesten Stadien ziemlich gleich. Sie ist überall von einer festen Membran umgeben, die sich mit Jod-Jodkalium allein und mit H_2SO_4 dazu tief gelb färbt. In ihrem reichen

ist sehr dicht und in den meisten Fällen, wohl infolge der Konservierung, kontrahiert. Die Reaktionen ergaben die gleichen Resultate wie bei *Torenia*; die Postamentzellen färbten sich mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 grünlichblau wie bei den *Ranunculaceen*. Bei *Costus*, dessen Antipode sich ähnlich verhält (Fig. 34), laufen die Zellen zwischen der Chalaza und dem Antipodenpostament zwar ohne besondere Streckung in dieser Richtung, aber doch deutlich auf das letztere zu und sind reich an Stärke, die hingegen im Embryosack fehlt. Bei *Elettaria* gehen die Zellreihen in der Chalazagegend seitwärts in das Perisperm über und sind unmittelbar unter dem Antipodenpostament eher senkrecht als parallel zur Verbindungslinie zwischen Chalaza und Antipode orientiert. Demnach würde die Antipode wegen ihrer Stellung von dem Chalazastrom zwar nicht unversorgt bleiben, aber doch nicht die Hauptmasse desselben erhalten, da demselben im Interesse der stärkeren Perispermbildung eine andere Richtung gewiesen ist.

Ein drittes Beispiel einer einzelnen Antipode fand ich bei *Tofieldia calyculata* (Fig. 30—32). Sehr wahrscheinlich rührt hier die Einzahl der Antipoden von der frühen Auflösung der zwei andern Antipodenkerne her; denn schon sehr bald, vor der Membranbildung um die Antipode, sind im spitzen Embryosackende die zwei untern Antipodenkerne nur undeutlich sichtbar, der dritte, oberste Kern ist dagegen groß und deutlich (Fig. 30). Auch nach Entstehen der Membran waren oft innerhalb derselben 2—3 Kerne zu sehen, meistens aber nur einer. Die Antipode reicht mit ihrem Stiel, an dessen Seiten sich die epithelartig den Embryosack umgebenden Nucelluszellen fortsetzen, bis zur Insertionshöhe des innern Integumentes hinab. Wie bei *Torenia* besteht hier das Raphebündel aus gestreckten Parenchymzellen, es enthält in keinem Stadium Gefäße. Zur Zeit des 2—4-zelligen Embryos ist die Antipode oben stark verbreitert und von dem Endosperm bedeckt, das in einem dünnen Beleg, mit etwa 4 Kernen im Längsschnitt, den Embryosack auskleidet (Fig. 32). Die Reaktion ergab Stärke in den Integumenten und in der Chalaza. Diese Verhältnisse entsprechen im allgemeinen denen von *Torenia* und wären ebenso zu deuten. Von Hofmeister wird die Einzahl der Antipoden als Regel angegeben bei *Najas major*, *Hippeastrum aulicum*, *Bonaparteia juncea* (19, pag. 676).

Der Gestalt nach unterscheiden sich von dieser einzelnen Antipode nicht wesentlich die in der Dreizahl vorhandenen gestielten Antipoden, die sehr häufig sind. Von den *Ranunculaceen* gehören

gleichen Verhältnissen vor. Ihre Membranen zeigen bei der letzteren Spezies eine feine körnige Zeichnung, die nach genaueren Untersuchungen sehr wahrscheinlich von den feinen Tüpfeln der sonst cutinähnlichen Membran herrührt. Physiologisch ist diese Tüpfelung nicht missverständlich, zumal bei all diesen *Solanaceen* zwischen dem Ende des Raphebündels und dieser Zellgruppe ein Leitungsgewebe besteht. In Stadien mit einem vielzelligen Embryo waren diese Zellen noch deutlich, die Antipoden waren aber nicht mehr vorhanden.

Um auch aus dem Kreise der *Monokotylen* einige Beispiele zu erwähnen, sei hingewiesen auf die Untersuchungen Westermayers über *Crocus vernus* (31, pag. 21). Aus dem chemischen und anatomischen Verhalten der Samenanlage geht hervor, daß die birnenförmigen Antipoden „wahrscheinlich die alleinige Eintrittsstelle für einwandernde Stärke etc. darstellen“. Im Embryosack selbst wurde keine Stärke nachgewiesen. Ganz gleiche Verhältnisse fand ich bei *Scilla bifolia*. Überhaupt scheint diese Kombination der Antipoden bei den *Liliaceen*, aus der Literatur (z. B. 32, pag. 268 ff.) und gelegentlichen Beobachtungen zu schliessen, häufig zu sein.

Nimmt bei diesen Beispielen jede Antipode an der Bildung der Kombination ganz und in gleicher Weise teil, so tragen bei andern Pflanzen die einzelnen Zellen in verschiedener Weise zur Herstellung des kombinierten Antipodenapparates bei, indem die einen nur den gestreckten Saugstiel, die andern allein oder mit einem Teil der ersteren zusammen den Blasenteil bilden. Dies geschieht meist bei Vermehrung der Antipoden über die Normalzahl, z. B. bei *Inula Helenium* (9, Fig. 1, 13), wo von den vier Antipoden die zwei unteren übereinander den Stiel, die zwei oberen nebeneinander die Blase ausmachen. Die *Rubiaceen* bieten Beispiele für die verschiedensten Arten der Anordnung zu dieser Kombination. So zeigt *Houstonia coerulea* (22, Pl. 14, Fig. 9) drei gleiche birnenförmige Antipoden nebeneinander, bei *Callipeltis cucullata* (22, Pl. 5, Fig. 9), *Rubia tinctoria* (22, Pl. 10, Fig. 5) bildet die unterste Antipode allein den sehr langen Stiel und ihr oberes, etwas verdicktes Ende mit den beiden anderen kubischen Antipoden den Blasenteil. *Asperula azurea* weicht von diesen Gattungen und den anderen *Asperula*-Arten dadurch ab, daß die zwei oberen Antipoden zu sehr großen kugeligen Blasen werden. Während ihres Wachstums verschaffen sie sich Raum und Nahrung durch die Auflösung des benachbarten Gewebes (22, pag. 41). Bei den anderen *Asperula*-Arten schwankt die Zahl der Antipoden zwischen drei und sieben und ihr Verhalten ist sehr verschieden. Oft bilden mehrere

über dem ganzen Samen sehr kleine Embryosack ist wegen seiner apikalen Lage an der Mikropyle von dem Chalazaende weit entfernt. Das Raphelbündel steigt aber bis zu unterst in die Chalaza hinab (vgl. 9, pag. 13; *Centaurea alpina*). Die nötige Verbindung zwischen dem nahrungsbedürftigen Embryosack und dem in die Chalaza geleiteten Nahrungsstrom wird nun hergestellt einerseits durch das Leitgewebe („tissu conducteur, pseudochalaze“) über der Chalaza und andererseits durch den raketenförmig zugespitzten und an dieses Leitgewebe anschließenden Embryosack selbst. In der Spitze des letzteren stecken die serial entwickelten Antipoden als Haustorialapparat.

Bei den *Rubiaceen* zeigt der fertige Embryosack eine ähnliche Lage und Grösse, aber infolge eines besonderen Entwicklungsganges (22, pag. 63). Bei den *Galieen* und bei *Diodia* bricht die zum Embryosack bestimmte Makrospore, die nahe der Chalaza entsteht, die Kernwarze durch und wandert in die Spitze der Mikropyle, so daß sie mit ihrem Hauptteil von der Chalaza weit abliegt. Die Verbindung mit dem in der Chalaza endenden Leitbündel wird nun dadurch hergestellt, daß der Antipodenapparat mit einer oder mehreren seiner Zellen schlauchförmig abwärts wächst, bis er mit seinem Saugende der Chalaza nahe kommt. Welche Entfernungen dabei überbrückt werden müssen, zeigen die Figuren von *Galium triflorum* (22, Pl. 7, Fig. 9) und *Diodia Virginiana* (22, Pl. 12, Fig. 6, 8, 9). Aus denselben ist zugleich zu ersehen, wie die Verbindung hergestellt wird, bei *Galium* durch die außerordentliche Länge der untersten Antipode allein, bei *Diodia* dadurch, daß sich an den mehrzelligen gestreckten Antipodenkomplex die Archesporzellen anschließen, von denen aus hinwieder die gestreckten Chalazazellen bis zum Gefäßbündelende gehen (22, pag. 50 f.). Deutlicher kann das Bestreben, die weit entfernte Nahrungsquelle aufzusuchen und mit der Verbrauchsstelle zu verbinden, nicht zum Ausdruck kommen. Die in der Gestaltung der Antipoden von den vorigen verschiedenen *Houstonia* und *Richardsonia* weichen auch durch die Entwicklung des Embryosackes „in situ“ von den übrigen *Rubiaceen* ab (22, pag. 63).

In bezug auf das Embryosackepithel verhalten sich die beiden Hauptvertreter des III. Antipodentypus ganz verschieden. Bei den *Compositen* macht das allgemein und stark entwickelte Epithel seine Tätigkeit durch die Auflösung der angrenzenden Integumentzellen bemerkbar. Den *Rubiaceen* fehlt ein solches Epithel vollständig. Treten andere Organe an dessen Stelle stärker entwickelt auf? Schon die Antipoden allein sind mächtiger und durch den meist direkten

Embryosackes der Chalaza und ihrem Gefäßbündel immer näher; es fehlen da haustoriale Organe. Bei dem größten Teil der von Balicka-Iwanowska und Billings untersuchten Pflanzen kommt es in der Chalazaregion zur Bildung von Endospermhaustorien. Diese sind durch ihre Gestalt und Inhaltsbeschaffenheit den haustorialen Antipoden recht ähnlich. Man vergleiche diesbezüglich *Bartsia alpina* (2, Fig. 30) mit *Leucanthemum lacustre* (9, Fig. 25), *Rhinanthus minor* (2, Fig. 37) mit *Galium tinctorum* (22, Pl. 7, Fig. 10). Da die Tätigkeit der Endospermhaustorien im allgemeinen in eine spätere Zeit fällt als die der Antipoden und daher auch quantitativ mehr zu leisten hat, sind diese auch reicher und stärker entwickelt als die Antipodenhaustorien. Auf andere Wechselbeziehungen ist schon früher (pag. 225, 244) hingewiesen worden. Mit den Chalazahaustorien treten bei diesen Pflanzen oft auch Mikropylenhaustorien auf. An ihrer Bildung beteiligen sich: das Endosperm (vgl. 2, pag. 55; 3, pag. 58) oder der Suspensor (vgl. 1, pag. 16) oder selbst die Synergiden (vgl. 1, pag. 2; 3, pag. 60).

In manchen Fällen eines mehrzelligen Archespors nehmen die Archesporzellen als Haustorien an der Ernährung des Embryosackes teil, z. B. bei *Diodia Virginiana* und *Houstonia*. Bei diesen liegen sie direkt unter den Antipoden und besitzen mit ihnen dasselbe Aussehen und dieselbe Funktion (vgl. pag. 257).

Als letztes, geradezu frappantes Beispiel für die Wechselbeziehung zwischen den Antipoden und analogen Organen kann ich, auf die Auffassung Goebels gestützt, *Casuarina* anführen, bei der Antipoden bekanntlich fehlen. „Die Makrosporialhaustorien treten an ihre Stelle“ (8, pag. 802).

Schluss.

Durch die vergleichende Betrachtung der Antipoden an sich und im Zusammenhange mit den Einrichtungen und Verhältnissen der Samenanlage überhaupt gelang es, neue und umfassendere Beweise für die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden und eine klarere Einsicht in die Art ihrer Funktion zu gewinnen. Dabei ergab sich, daß folgende drei anatomisch-physiologische Antipodentypen zu unterscheiden sind:

I. Typus. Die Antipoden bleiben auf dem untersten Differenzierungsgrade stehen als nackte Protoplasten oder lose Zellen. Ihre Funktion besteht vorwiegend in der Auflösung oder Resorption des Nucellus. Hieher gehören besonders die Antipoden

6. Correns, C., Untersuchungen über die Xenien bei *Zea Mais*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 17, 1899.
7. Ernst, A., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. Flora, Bd. 88, 1901.
8. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
9. Goldflus, M., Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. Journ. de Bot., tom. XII—XIII, 1898—99.
10. Guignard, M. L., Recherches d'embryogénie végétale comparée: Légumineuses. Ann. d. scienc. nat. 6. Sér. Bot., Tom. XII, 1881.
11. — Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. Bull. d. l. soc. bot. d. France, tom. 28, 1881.
12. — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. d. scienc. nat. 6. Sér. Bot., Tom. XIII, 1882.
13. — Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les Végétaux angiospermes. Extr. d. Compt. rend. des séances de l'Acad. d. Sc., tom. CXXXI, 1900.
14. — La double fécondation dans le Maïs. Extr. du Journ. de Bot., tom. XV, 1901.
15. — La double fécondation chez les Renoncolacées. Journ. de Bot. tom. XV, 1901. Referat: Bot. Centralbl., Bd. 89, 1902.
16. Haberlandt, G., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.
17. — Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1896.
18. Hegelmaier, Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. Nova Acta d. ksl. leop. carol. D. Akad. d. Naturf., Bd. XLIX, 1885.
19. Hofmeister, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Leipzig 1861.
20. Ikeda, T., Studies in the Physiological Functions of Antipodals and the Phenomena of Fertilization in Liliaceae. I. *Tricyrtis hirta*. Bull. of the Agric. College, Vol. V. Tokyo 1902.
21. Klercker, J. E. F., Sur l'anatomie et le développement de *Ceratophyllum*. Stockholm 1885.
22. Lloyd, F. E., The comparative Embryologie of the Rubiaceae. II. Part. Memoirs of the Torrey Bot. Club, Vol. VIII, 1902.
23. Osterwalder, A., Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. Flora, Bd. 85, 1898.
24. Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* L. Upsala 1899.
25. — Über die Embryologie von *Zostera marina* L. Stockholm 1901.
26. Schnegg, Beiträge zur Kenntnis von *Gunnera*. Flora, Bd. 89, 1902.
27. Strasburger, E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. Bot. Ztg., 1900.
28. — Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, 1902.
29. — Das kleine botanische Praktikum. Jena 1902.
30. Vries, H. de, Sur la fécondation hybride de l'endosperme chez le Maïs. Rev. gén. de Bot., 1900. Referat: Bot. Ztg., 1900.
31. Westermaier, M., Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta d. kls. leop. carol. D. Akad. der Naturf., Bd. LVII, 1890.
32. — Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Beiträge zur wissensch. Bot. von Fünftück, Bd. I, Abt. 2, 1896.
33. — Berichtigung zu meiner Arbeit „Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe.“ Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XIV, 1896.
34. — Historische Bemerkungen zur Lehre von der Bedeutung der Antipodenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVI, 1898.
35. Wiegand, K. M., The development of the Embryosac in some Monocotyledonous Plants. Bot. Gaz., vol. 30, 1900 Referat: Bot. Ztg., 1900.

Über die Verbreitung der unentbehrlichen anorganischen Nährstoffe in den Keimlingen von *Phaseolus vulgaris*. I.

Von Leopold Ritter von Portheim (Biologische Versuchsanstalt in Wien)
und Dr. Max Samec.

In der umfangreichen Literatur über die Rolle, die den unentbehrlichen anorganischen Nährstoffen im Lebensprozesse der Pflanzen zukommt, finden wir eine Menge Hypothesen und Ansichten über die Funktion des Kalkes angegeben. Mit dem Fortschreiten unserer Erkenntnis auf dem Gebiete der Ernährungsphysiologie hat sich aber gezeigt, daß vielen von diesen Anschauungen eine allgemeine Gültigkeit nicht beizumessen ist. So ist z. B. durch den Befund von Molisch¹⁾ und Benecke²⁾, welche die normale Entwicklung einiger Algen und Pilze in kalkfreien Medien nachgewiesen haben, festgestellt worden, daß die Annahme von Böhm,³⁾ Liebenberg,⁴⁾ Raumer⁵⁾ und Kellermann⁶⁾ etc., wonach der Kalk bei der Bildung der Zellmembran beteiligt sein soll, nicht als allgemein gültige Regel aufzufassen ist, jedenfalls für einige *Kryptogamen* nicht zutrifft.

Sowohl diese Beobachtungen als auch die Tatsache, daß in meristematischen Geweben kein Kalk nachzuweisen ist, lassen die Ansicht

1) Molisch H., Die mineralische Nahrung der niederen Pilze. (I. Abhandlung.) Sitzber. d. Wiener Akademie. Mat.-nat. Cl. 1894. Bd. CIII, I. Abt. pag. 21. Sep. — Die Ernährung der Algen. (Süßwasseralgen, I. Abhandlung.) Sitzber. d. Wiener Akademie. Mat.-nat. Cl. 1895, Bd. CIV, I. Abt. — Die Ernährung der Algen. (Süßwasseralgen, II. Abhandlung.) Sitzber. d. Wiener Akademie. Mat.-nat. Cl. 1896, Bd. CV, I. Abt. pag. 16. Sep.

2) Benecke W., Die zur Ernährung der Schimmelpilze notwendigen Metalle. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. XXVIII, pag. 487.

3) Böhm J., Die Nährstoffe der Pflanze. Ein Vortrag mit Demonstrationen, gehalten im Verein zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien, am 11. November 1885 (Wien 1886), pag. 11. — Über den vegetabilischen Nährwert der Kalksalze. Sitzber. d. Wiener Akademie 1875. Bd. LXXI, I. Abt. pag. 17. Sep.

4) Liebenberg von A., Untersuchungen über die Rolle des Kalkes bei der Keimung von Samen. Sitzber. d. Wiener Akademie 1881. Bd. LXXXIV, I. Abt. pag. 43. Sep.

5) Raumer von E., Kalk und Magnesia in der Pflanze. Die landwirtschaftl. Versuchstationen. 1888. Bd. XXIX, pag. 279.

6) Raumer von E. und Kellermann Ch., Über die Funktion des Kalkes im Leben der Pflanze. Die landwirtschaftl. Versuchstationen. 1880. Bd. XXV, pag. 35.

Benecke¹⁾ beobachtete, daß *Vaucheria*, *Spirogyra* und *Tradescantia*, in kalkfreien Lösungen kultiviert, ebenso schnell und unter denselben Erscheinungen erkrankten wie in den Medien, in denen Kalk und Magnesia fehlten.

Während Bruch²⁾ beim Weizen ein schnelleres Absterben der Pflanzen in magnesia- und kalkfreien Nährlösungen als in den Lösungen, denen bloß der Kalk fehlte, konstatierte, fand Raumer³⁾, daß *Phaseolus multiflorus*-Pflanzen sich, ohne Kalk und Magnesia gezogen, kräftiger entwickelten und länger gesund erhielten als die in den kalkfreien Substraten.

Die Kulturversuche mit verschiedenen Pflanzen in Nährlösungen, in denen bloß Calciumsalze oder Calcium- und Magnesiumsalze fehlten, lieferten also so widersprechende Resultate, daß aus denselben ein Schluß auf die Wechselbeziehungen zwischen Calcium und Magnesium nicht möglich ist.

Für eine Wechselbeziehung dieser beiden Nährstoffe sprechen die Befunde von Wolff⁴⁾ und Loew⁵⁾.

Zur Klärung dieser Frage unternahm es einer von uns, Keimlinge von *Phaseolus vulgaris*, welche in verschiedenen Medien kultiviert wurden, quantitativ auf ihre Aschenbestandteile zu untersuchen.

Den Untersuchungen liegt folgender Plan zugrunde:

1. Untersuchung der in einer normalen Nährstofflösung gezogenen Keimlinge;
2. Untersuchung der in einer normalen Nährstofflösung gezogenen Keimlinge; die Cotyledonen und Pflanzen werden getrennt verarbeitet;
3. Untersuchung der in einer kalkfreien Nährstofflösung gezogenen Keimlinge;
4. Untersuchung der in einer kalkfreien Nährstofflösung gezogenen Keimlinge; die Cotyledonen und Pflanzen werden getrennt verarbeitet;

1) Benecke W., l. c. Botanische Ztg. 1903.

2) Bruch P., l. c. pag. 8.

3) Raumer von E., l. c. pag. 254 und 268.

4) Wolff E., Mitteilungen von der landwirtschaftlichen Versuchstation der Kgl. Akademie Hohenheim. Bericht über die in den Jahren 1866 und 1867 ausgeführten Vegetationsversuche in wässriger Lösung der Nährstoffe. Die landwirtschaftl. Versuchstationen 1868, Bd. X, pag. 367.

5) Loew O., Über die physiologischen Funktionen der Calciumsalze. Botanisches Centralblatt Bd. LXXIV, 1898, Nr. 22/23, pag. 263, 264.

variiert, wurde stets das Material gleicher Provenienz zu den Versuchen verwendet.

Bei jeder Versuchsreihe wurden Kulturen in einer normalen und einer kalkfreien Nährlösung mit der gleichen Anzahl von Keimlingen angesetzt. Zur Ausführung einer einmaligen Trennung der in der Pflanzenasche enthaltenen Stoffe wurden 250 Bohnen benötigt. Diese Pflanzen mit einer Durchschnittslänge von etwa 4—25 cm gaben ca. 3 g Asche, also gerade die zur Durchführung einer Analyse nötige Menge. Da zur Kontrolle von jedem Versuche mindestens zwei Analysen ausgeführt werden mußten, so waren von den normal und ohne Kalk gezogenen Bohnen minimal je 500 Pflanzen erforderlich. Das Keimprozent betrug beim Vorversuche 55 %, bei den anderen Versuchen blieb es ziemlich in der gleichen Höhe, nur in zwei Fällen erreichte es 90 %. Es mußten daher zu einer Versuchsreihe ca. 2000 Samen verwendet werden.

Da bei dieser Menge die Verwendung der sonst üblichen Keimschalen umständlich war, ferner um eine eventuelle Aufnahme von Aschenbestandteilen möglichst zu vermeiden, wurden als Keimgefäße Holzrahmen gebraucht, deren Boden aus dicht aneinander gezogenen Glasstäben bestand. Darauf wurde ohne das Holz zu berühren eine dicke Lage Filtrierpapier ausgebreitet, welche mit destilliertem Wasser befeuchtet als Keimboden diente.

Das sorgfältig ausgesuchte Samenmaterial wurde 24 Stunden in Bechergläsern in destilliertem Wasser quellen gelassen, sodann zum Keimen aufgelegt.

Die hier verwendeten Gläser, sowie alle gebrauchten Gefäße, ferner Organtin und Bindfaden wurden zunächst mit verdünnter Salzsäure ausgekocht, dann wiederholt mit heißem destilliertem Wasser gewaschen und schließlich durch Ausblasen mit Wasserdampf gründlichst gereinigt.

Die von Pilzen und Bakterien befallenen Bohnen wurden sorgfältig entfernt.

Nach 24—48 Stunden hatten die Samen gekeimt. Die Kulturen wurden, sobald die Würzelchen die Größe von 1—2 cm erreicht hatten, angesetzt.

Als Kulturgefäße wurden niedere, mit einem Wulstrande versehene glasierte Porzellanschalen mit dem Inhalte von 2 Litern, über welche weitmaschiger Organtin gespannt war, verwendet. Jede Schale faßte 120—150 Keimlinge, so daß im ganzen acht Schalen für einen Kulturversuch ausreichten.

Kieselsäure war in der Asche nicht vorhanden.

Die Bestimmung der Kohlensäure wurde wie üblich durch Austreiben mit Schwefelsäure und Absorption durch Kali ausgeführt.

Zieht man vom ursprünglichen Gewicht der Asche das der darin vorhandenen Kohlensäure und der Kohleteilchen ab, so bekommt man das Gewicht der Reinasche. Auf diese Zahl wurden alle Analysendaten bezogen.

Die weitere Untersuchung der Asche wurde im wesentlichen nach den Angaben von Fresenius¹⁾ durchgeführt und zwar in folgender Weise:

2—3 g Asche wurden in verdünnter Salpetersäure gelöst und bei 17,5° C. auf 250 ccm verdünnt.

In einem Teile A dieser Lösung wurde das Eisen, wo es in wägbarer Menge vorhanden war, mit Natriumacetat in essigsaurer Lösung zugleich mit einem Teile der Phosphorsäure als Eisenphosphat bestimmt, woraus sich das Eisen und ein Teil der Phosphorsäure berechnet.

Die von Eisen befreite Lösung wurde kochend mit Eisenchlorid und Natriumacetat versetzt, wobei ein Teil des zugesetzten Eisens mit der Phosphorsäure als Eisenphosphat, der Überschuss desselben aber als basisches Eisenacetat ausfällt. Nach dem Lösen in Salpetersäure, Fällen mit Ammoniummolybdat, Lösen in Ammoniak und Fällen mit Magnesiamixtur berechnet sich der zweite Teil der Phosphorsäure aus dem gewogenen Magnesiumpyrophosphat.

In der phosphorsäurefreien Lösung wurde das Calcium durch doppelte Fällung mit Ammoniumoxalat vom Magnesium getrennt und als Oxyd gewogen, während das Magnesium durch Fällen mit Natriumammoniumphosphat bestimmt wurde.

In einem zweiten Teile (B) der Aschenlösung wurde das Chlor als Chlorsilber bestimmt, in einem dritten Teile (C) nach dem Vertreiben der Salpetersäure der Schwefel als Bariumsulfat gefällt. In einem vierten Teile (D) der Lösung wurde nach Ausfällung der Schwefelsäure mit Bariumchlorid, der Basen mit Kalkmilch und des überschüssigen Kalkes mit Ammonkarbonat, das Kali als Chlorid bestimmt.

Im folgenden sollen die einzelnen Versuche besprochen werden. Die Ergebnisse der Analysen sind in Tabellen übersichtlich zusammengefasst.

1) Fresenius J. R., Quantitative Analyse, II. Bd. pag. 642.

II. Versuchsreihe. Die im Monate Januar angesetzten Kulturen hatten dieselben ungünstigen Wachstumsbedingungen wie die der ersten Versuchsreihe; daher finden wir auch für alle Gewichtsverhältnisse den bei den ersten Versuchen angegebenen sehr ähnliche Zahlenwerte. Die Erkrankung wurde nach 21 Tagen sichtbar, die Größenverhältnisse blieben denen bei der ersten Kultur gleich.

Das Gewicht der Trockensubstanz bei den gesunden Pflanzen betrug für 250 Pflanzen 42,260 g, bei den kranken 45,880 g; während die Asche der ersteren mit 8,023 g = 7,15 %, die der letzteren mit 2,900 g = 6,32 % vertreten war. Es war also das Aschengewicht der normalen Pflanzen um 4,07 % größer als das der kalkfreien. Es fällt hier gerade so wie bei der ersten Versuchsreihe der Überschuss der Magnesia wie aller übrigen Stoffe über den Kalk in den kalkfreien Kulturen auf. In der normalen Asche verhält sich der Kalk zu Magnesia wie 1,6 : 1, in der kalkfreien wie 0,88 : 1.

III. Versuchsreihe. Diese Versuchsreihe fiel in den Monat März, dessen allgemein günstigere Vegetationsverhältnisse sich auch bei unseren Versuchen bemerkbar machten. Die Krankheit trat schon nach 7—9 Tagen auf, während die Größe der normalen Pflanzen 12 cm, die der kalkfrei gezogenen 5 cm betrug. Was die Unterschiede im Gewichte der Trockensubstanz und der Asche der Kalkpflanzen und der ohne Kalk kultivierten Bohnen betrifft, so sind dieselben hier viel ausgesprochener, als bei den ersten Versuchsreihen. So betrug das Trockengewicht der normalen Keimlinge 42,391 g, das der kalkfreien 50,510 g, bei einem Aschengehalte von 3,395 g = 8,01 %, bzw. 2,815 g = 5,57 %. Die Differenz im Aschengehalte betrug 17,08 %.

Die Zusammensetzung der normalen Asche gleicht ziemlich der der vorigen Versuchsreihe; bei der kalkfreien Asche hingegen fällt der Überschuss aller anderen Stoffe über den Kalk noch viel mehr auf. Das Verhältnis des Kalkes zu Magnesia ist in der normalen Asche wie 1,29 : 1, bei den kalkfrei gezogenen Pflanzen wie 0,609 : 1. Es kommt also im letzteren Falle auf einen Teil Magnesiumoxyd bloß zirka die Hälfte jener Kalkmenge, welche in der normalen Asche einem Teile Magnesia entspricht.

IV. Versuchsreihe. Ähnliche Resultate wie die eben besprochenen lieferten die im April angesetzten Kulturen. Der Austritt des Tropfens am Hypocotyl erfolgte schon nach 5 Tagen bei einer Höhe der Pflanzen von 12 respektive 5 cm. Das Trockengewicht betrug bei normaler Kultur 49,231 g; bei den kalkfrei gezogenen,

Tabelle I. Übersicht über die Resultate der Lichtkulturen.

April	V	9 normale Nährlösung	10 kalkfreie Nährlösung	4 Tage	10 cm 48,909 g	3,150 g	6,44	19,71 %	Sp.
					4 cm	55,357 g	2,529 g	4,58	Sp.
April	VI	11 normale Nährlösung	12 kalkfreie Nährlösung	4 Tage	10 cm	48,000 g	3,086 g	6,48	Sp.
		11 kalkfreie Nährlösung	12 Nährlösung		4 cm	54,860 g	2,496 g	4,55	Sp.

der viel größeren und stärkeren Keimlinge der kalkhaltigen Kulturen. Worauf diese Erscheinung beruht, konnte noch nicht festgestellt werden, doch ist es höchst wahrscheinlich, daß dies auf die intensiveren, dissimilativen Vorgänge im Stoffwechsel der Kalkpflanzen zurückzuführen ist.

Der Aschengehalt der Bohnen in der kalkhaltigen Nährlösung war stets größer als der der Pflanzen in der kalkfreien Lösung.

Bei ungünstigen Wachstumsverhältnissen war die Differenz im Gewichte der Asche beinahe nur auf den fehlenden Kalk bei den kalkfreien Kulturen zurückzuführen.

	Differenz im Gewichte der Asche	Differenz im Kalkgehalte in Prozenten der Asche der normalen Pflanzen
I. Versuchsreihe	4,17 %	4,32 %
II. „	4,07 %	4,20 %

Der kleine Unterschied von 0,15 und 0,13 % resultiert daraus, daß einige Stoffe in erhöhtem, andere wiederum, wie z. B. Kali, in geringerem Maße in der Asche der kalkfrei gezogenen Pflanzen vorhanden waren.

100 Teilen Asche der Kalkpflanzen entsprechen bei einer

Aschendiffe- renz von	Versuchs- reihe	(Versuch)	Teile Asche kalk- freigezog. Pflanzen.	Diese Aschenmenge enthält Teile CaO.
4,17 %	I.	1.	95,83	5,089
		2.		5,089
4,07 %	II.	3.	95,93	5,194
		4.		5,191
17,08 %	III.	5.	82,92	4,229
		6.		4,226
24,50 %	IV.	7.	75,50	3,556
		8.		3,553
19,71 %	V.	9.	80,29	1,977
		10.		2,002
19,12 %	VI.	11.	80,88	1,942
		12.		1,940

Der Unterschied im Kalkgehalte in der Asche der Kalkpflanzen und der kalkfrei gezogenen Bohnen beträgt daher:

I. Versuchsreihe	1. Versuch	4,32 %
	2. „	4,32 %

II. Versuchsreihe 3. Versuch 4,20 ‰				
		4.	"	4,20 ‰
III.	"	5.	"	4,82 ‰
		6.	"	4,80 ‰
IV.	"	7.	"	5,21 ‰
		8.	"	5,21 ‰
V.	"	9.	"	4,42 ‰
		10.	"	4,38 ‰
VI.	"	11.	"	4,46 ‰
		12.	"	4,46 ‰

Teile Asche kalkfrei gezog. Pflanzen	Versuchs- reihe	(Versuch)	enthielten Teile	Die Differenz im Magne- singehalte der beiden Aschen betrug
95,84	I.	1.	5,655 MgO.	0,03 ‰
		2.	5,655 "	0,03 ‰
95,93	II.	3.	5,852 "	0,01 ‰
		4.	5,857 "	0,02 ‰
82,92	III.	5.	6,941 "	0,06 ‰
		6.	6,937 "	0,08 ‰
75,50	IV.	7.	5,412 "	1,21 ‰
		8.	5,404 "	1,21 ‰
80,29	V.	9.	5,217 "	1,18 ‰
		10.	5,208 "	1,17 ‰
80,88	VI.	11.	5,267 "	1,12 ‰
		12.	5,257 "	1,13 ‰

Der größte Unterschied im Kalkgehalte der beiden Aschen findet sich bei den Kulturen der III. und IV. Versuchsreihe mit einer Differenz von 4,81 respektive von 5,21 ‰. Es waren hier zur Zeit der Versuchsanstellung die Vegetationsbedingungen sehr günstig, günstiger als bei den beiden anderen im Lichte aufgestellten Versuchsreihen, bei denen die Asche der Kalkpflanzen um 4,32 resp. 4,20 ‰ mehr Calciumoxyd enthielt als die der ohne Kalk gezogenen Pflanzen. Bei den Dunkelkulturen betrug die Durchschnittsdifferenz 4,43 ‰.

Die Differenz im Kalkgehalte der gesunden Pflanzen den erkrankten gegenüber schwankte, vergleicht man die Versuchsergebnisse unter den günstigsten Wachstumsbedingungen mit denen bei den ungünstigsten Vegetationsverhältnissen um 1,01 ‰.

Diese Differenz entsteht sowohl durch Aufnahme von Kalk aus dem Substrate bei den Kalkpflanzen, als auch durch das Austreten des Kalkes aus der Pflanze in die Nährlösung bei manchen kalkfreien Kulturen (s. Seite 272).

Was den Unterschied im Magnesiagehalte anbelangt, so waren bei den im Winter angestellten Versuchen in den beiden Aschen gleiche Magnesiamengen vorhanden. Das sich bei der Berechnung ergebende Plus an Magnesia von 0,01—0,03 % in der Asche der kalkfrei kultivierten Keimlinge ist so gering, daß es wohl nicht berücksichtigt werden muß.

Mit der Besserung der Wachstumsverhältnisse vergrößerte sich der Unterschied im Gehalte der beiden Aschen an Magnesia. Bei den April-Kulturen enthielt die Asche der in der Normallösung kultivierten Keimlinge um 1,21 % mehr Magnesia als die Asche der ohne Kalk gezogenen Bohnen. Im Dunkeln wurden Differenzen von 1,12 bis 1,18 % erreicht. Der Unterschied im Magnesiagehalte der Kalkpflanzen den kalkfrei gezogenen Pflanzen gegenüber schwankte um 1,18 %.

Vergleicht man die in der Asche von 250 Keimlingen vorhandenen Mengen von Kali, so findet man, daß der Unterschied im Gehalte desselben in den beiden Aschen mit dem freudigeren Wachstum größer wird. Für die Lichtkulturen ergaben sich folgende Differenzen: Versuchsreihe I 0,050 g, II 0,049 g, III 0,187 g, IV 0,352 g, für die Dunkelkulturen: Versuchsreihe V 0,323 g, VI 0,300 g.

Der Phosphor, der als Phosphorsäureanhydrid bestimmt wurde, war bei den Lichtkulturen, mit Ausnahme der IV. Versuchsreihe, in den kranken Pflanzen in etwas reichlicherer Menge vorhanden als in den gesunden Bohnen, während die gesunden Dunkelpflanzen gegenüber den erkrankten einen kleinen Mehrgehalt an P_2O_5 aufwiesen.

Über die Verteilung der Aschenbestandteile in der Asche von 250 Keimlingen von *Phaseolus vulgaris*, welche mit und ohne Kalk gezogen worden waren, gibt die folgende Zusammenstellung Aufschluß. Es geht aus derselben auch das Verhältnis von Kalk zu Magnesia in den einzelnen Kulturen hervor.

Lichtkulturen:

Versuchsreihe	Je 1 Teil CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Verhältnis von CaO : MgO.
	war enthalten in Teilen Asche:				
I. Normallösung	10,64	17,80	1,96	4,19	1 : 0,60
kalkfreie Lösung	18,78	16,96	1,94	3,86	1 : 1,11
II. Normallösung	10,64	17,08	2,—	4,16	1 : 0,62
kalkfreie Lösung	18,47	16,39	1,98	3,73	1 : 1,13
III. Normallösung	11,06	14,26	1,99	4,95	1 : 0,78
kalkfreie Lösung	19,55	11,93	1,86	3,47	1 : 1,64
IV. Normallösung	11,41	15,09	1,98	4,25	1 : 0,76
kalkfreie Lösung	21,30	13,94	1,87	3,63	1 : 1,53

Dunkelkulturen:

Versuchs- reihe	Je 1 Teil	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Verhältnis von CaO : MgO.
		war enthalten in	Teilen	Asche:		
V.	Normallösung	15,67	15,67	1,87	4,19	1 : 1
	kalkfreie Lösung	40,14	15,42	1,85	3,79	1 : 2,60
VI.	Normallösung	15,59	15,67	1,86	4,23	1 : 0,99
	kalkfreie Lösung	41,60	15,41	1,83	3,82	1 : 2,70

CaO: Bei den vier ersten Versuchsreihen war der Kalk in der Asche der normal gezogenen Pflanzen ziemlich gleichmäÙig vertreten und zwar in dem Verhältnis wie 1 : 11. Bei den kalkfreien Kulturen, bei denen naturgemäÙ geringere Kalkmengen in der Asche vorhanden sein muÙten, entsprachen um so mehr Teile der Asche einem Teile Kalk, je günstiger die Wachstumsverhältnisse waren. Die gesunden Dunkelpflanzen enthielten weniger Kalk als die Lichtpflanzen und ganz besonders gering war der Kalkgehalt der im Dunkeln ohne Kalk kultivierten Bohnen.

K₂O. Wie beim Kalk, so blieb sich auch bei den vier Versuchsreihen der Lichtkulturen das Verhältnis des Kalis zu den übrigen Aschenbestandteilen in den Pflanzen der normalen Nährstofflösungen annähernd gleich. Im Dunkeln war das Verhältnis des Kali zur Gesamtasche wie 1 : 1,87 resp. 1,86. Bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen der beiden ersten Versuchsreihen war die Verteilung des Kali in der Asche beinahe die gleiche wie bei den Kalkpflanzen. Die fünfte und sechste Versuchsreihe ergaben dasselbe Resultat, während bei den anderen Versuchen eine Zunahme der Konzentration¹⁾ von K₂O in der Asche der erkrankten Keimlinge zu beobachten war.

P₂O₅. Bei den Kalkpflanzen der Licht- und Dunkelkulturen entfällt auf einen Teil P₂O₅ die gleiche Aschenmenge; das Verhältnis des Phosphorpentoxyds zur Gesamtasche ist wie 1 : 4,2, nur bei der dritten Versuchsreihe wie 1 : 4,4. In der Asche der ohne Kalk gezogenen Keimlinge ist das Phosphorpentoxyd stets konzentrierter vorhanden als bei den Normalpflanzen.

MgO. Während das Verhältnis von CaO, K₂O und P₂O₅ zu den übrigen Aschenbestandteilen in der Asche der normal kultivierten Bohnen der Lichtkulturen ziemlich unverändert blieb, war MgO in der Asche der einzelnen Kulturen ganz verschieden konzentriert. Die

1) Der Kürze halber wurden in dieser Arbeit die Ausdrücke größere oder kleinere Konzentration gebraucht, um auszudrücken, daß einem Teile einer Aschenkomponente eine geringere oder größere Menge der Gesamtasche entspricht.

Asche der kranken Pflanzen enthielt verhältnismässig viel mehr MgO als die der gesunden, und zwar um so mehr, je günstiger die Bedingungen für das Wachstum waren. In den gesunden Keimlingen der Dunkelkulturen war das Magnesiumoxyd gleich konzentriert; bei den kranken Pflanzen war mehr MgO in der Asche vorhanden, der Unterschied im Magnesiumgehalte der beiden Aschen war aber nicht so gross wie bei den Kulturen im Licht.

Aus der Zusammenstellung der für Kalk und Magnesia gefundenen Verhältniszahlen geht hervor, dass die Kalkpflanzen der Lichtkulturen immer weniger MgO als CaO enthielten, während in der Asche der gesunden Pflanzen der Dunkelkulturen beiläufig gleich grosse Mengen beider Stoffe vorhanden waren. Bei den Pflanzen, denen kein Kalk zugeführt worden war, war stets ein Plus an Magnesia im Vergleich zum Kalke zu beobachten. Unter günstigen Vegetationsbedingungen war die Differenz grösser als unter ungünstigen, am grössten im Dunkeln, wo auf einen Teil CaO 2,7 Teile MgO kamen.

Die bisher besprochenen Versuche gestatteten einen Einblick in die Zusammensetzung der Asche der normal und kalkfrei gezogenen Keimlinge. Es war aber aus denselben nicht zu ersehen, wie Kalk und Magnesia in der Pflanze verteilt waren. Um dies festzustellen wurden Versuchsreihen mit Keimlingen von *Phaseolus vulgaris* aufgestellt, bei denen die Pflanzen und die Cotyledonen getrennt verarbeitet und auf ihren Gehalt an Aschenbestandteilen geprüft wurden.

Die ganze Versuchsanordnung blieb dieselbe wie oben beschrieben. Die einzelnen Versuche hatten folgende Ergebnisse:

VII. Versuchsreihe. Die ersten dieser Versuche wurden im Monate Mai im Lichte ausgeführt.

Die normal kultivierten Pflanzen erreichten zur Zeit des Auftretens der Krankheit bei den kalkfrei gezogenen Bohnen, was am fünften Tage eintrat, eine Grösse von 11,5 cm, während die kranken Bohnen bloss eine Grösse von 4—5 cm erreichten. 250 bei 110° getrocknete normale Pflanzen wogen 22,800 g, die Asche 2,797 g = 12,27 %. Das Gewicht der Cotyledonen betrug 26,430 g mit dem Aschengehalte von 1,013 g = 3,83 %.

Bei den kalkfreien Kulturen hatte die gleiche Menge Pflanzen bloss ein Gewicht von 7,197 g, bei einem Aschengehalte von 0,590 g = 8,20 %; die Cotyledonen aber wogen 50,355 g, die Asche 2,029 g = 4,03 %. Die Cotyledonen der gesunden Keimlinge waren stärker aufgebraucht als die der erkrankten.

Mg	onenasche Gramme		In 250 Pflanzen sind ent- halten Gramme				In 500 Cotyledonen sind enthalten Gramme			
	K ₂ O	P ₂ O ₅	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅
Mar	9,14	22,14	0,235	0,164	1,382	0,651	0,090	0,080	0,498	0,224
Mar	2,09	30,70	0,012	0,033	0,312	0,107	0,109	0,150	1,057	0,623
Mar	9,60	22,24	0,236	0,157	1,362	0,641	0,073	0,069	0,434	0,194
Mar	2,00	30,00	0,018	0,058	0,509	0,176	0,104	0,142	1,018	0,587
Jun	4,32	23,46	0,122	0,099	0,909	0,443	0,074	0,090	0,665	0,287
Jun	4,32	23,44								
Jun	4,00	27,06	0,006	0,051	0,347	0,189	0,053	0,136	1,040	0,520
Jun	4,00	27,00								
	6,77	30,50					0,114	0,200	1,598	0,859

Lichtkulturen :

Versuchs- reihe	Je 1 Teil	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Verhältnis von CaO : MgO.
		war enthalten in Teilen Asche:				
VII. Normallösung		11,26	12,66	2,03	4,52	1 : 0,89
kalkfreie Lösung		18,61	13,53	1,92	3,26	1 : 1,38
VIII. Normallösung		11,97	12,67	2,01	4,51	1 : 0,95
kalkfreie Lösung		18,83	13,79	1,92	3,34	1 : 1,37

Dunkelkulturen :

IX. Normallösung	16,55	13,61	1,84	4,27	1 : 1,22
kalkfreie Lösung	36,32	14,15	1,85	3,70	1 : 2,57

Verteilung der anorganischen Stoffe in den Keimlingen von *Phaseolus vulgaris*, denen die Cotyledonen abgenommen worden waren :

Lichtkulturen :

Versuchs- reihe	Je 1 Teil	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Verhältnis von CaO : MgO.
		war enthalten in Teilen Asche:				
VII. Normallösung	11,90	17,05	2,02	4,30	1 : 0,70	
kalkfreie Lösung	49,17	17,88	1,89	5,51	1 : 2,75	
VIII. Normallösung	11,71	17,61	2,03	4,31	1 : 0,67	
kalkfreie Lösung	53,11	18,04	1,88	5,43	1 : 2,94	

Dunkelkulturen :

IX. Normallösung	15,09	18,60	2,03	4,16	1 : 0,81
kalkfreie Lösung	108,17	12,73	1,87	3,43	1 : 8,50

Aus der Tabelle III und den obigen Zusammenstellungen ergibt sich folgendes :

- 100 Teilen Asche der Cotyledonen bei den Kalkpflanzen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der VII. Versuchsreihe um 100,30 % mehr Asche.
- 100 Teilen Asche der Cotyledonen bei den Kalkpflanzen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der VIII. Versuchsreihe um 124,03 % mehr Asche.
- 100 Teilen Asche der Cotyledonen bei den Kalkpflanzen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der IX. Versuchsreihe um 57,14 % mehr Asche.

Es waren enthalten in

Teilen kalkfreier Asche	bei der Ver- suchsreihe	(Versuch)	Teile	und	Teile
200,30	VII.	13.	10,76 CaO		14,84 MgO.
224,03	VIII.	14.	11,87 "		16,24 "
157,14	IX.	15.	4,29 "		11,11 "
157,14	IX.	16.	4,31 "		11,03 "

100 Teilen Asche der Pflanzen ohne Cotyledonen bei den Kalkkeimlingen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der VII. Versuchsreihe um 78,91 % weniger Asche.

100 Teilen Asche der Pflanzen ohne Cotyledonen bei den Kalkkeimlingen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der VIII. Versuchsreihe um 65,41 % weniger Asche.

100 Teilen Asche der Pflanzen ohne Cotyledonen bei den Kalkkeimlingen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der IX. Versuchsreihe um 64,75 % weniger Asche.

Es waren enthalten in:

Teilen kalkfreier Asche	bei der Ver- suchsreihe	(Versuch)	Teile	und	Teile
21,09	VII.	13.	0,42 CaO		1,18 MgO.
34,59	VIII.	14.	0,65 „		1,93 „
35,25	IX.	15.	0,30 „		2,79 „
35,25	IX.	16.	0,30 „		2,78 „

Es enthielten also 100 Teile Asche der Pflanzen und Cotyledonen der Kalkkulturen mit denen der kalkfreien Kulturen verglichen:

In den Pflanzen:

beid. Versuchsreihe	(Versuch)	um mehr Teile Kalk	und	um mehr Teile Magnesia.
VII.	13.	7,99		4,67
VIII.	14.	7,90		3,75
IX.	15.	6,35		2,57
IX.	16.	6,35		2,58

In den Cotyledonen:

		um Teile Kalk		um Teile Magnesia
VII.	13.	1,91 weniger		6,98 weniger.
VIII.	14.	3,57 „		8,32 „
IX.	15.	1,73 mehr		3,75 „
IX.	16.	1,71 „		3,69 „

Während die Pflanzen der Kalkkulturen bei der VII. Versuchsreihe um 1,070 g, bei der VIII. um 0,853 g bei der IX. um 0,562 g mehr Kali als die der kalkfreien Kulturen enthielten, war in den Cotyledonen der Kalkpflanzen bei der VII. Versuchsreihe um 0,559 g, bei der VIII. um 0,584 g, bei der IX. um 0,375 g weniger Kali als bei den kalkfrei kultivierten Keimlingen enthalten.

An P_2O_5 enthielten die Pflanzen der normalen Kulturen bei der VII. Versuchsreihe um 0,544 g, bei der VIII. um 0,465 g, bei der IX. um 0,254 g mehr als die der Kulturen ohne Kalk. Die Cotyledonen der mit Kalk kultivierten Keimlinge waren bei der VII. Versuchsreihe

um 0,399 g, bei der VIII. um 0,393 g und bei der IX. um 0,233 g ärmer an P_2O_5 als die der ohne Kalk gezogenen Bohnen.

Die Differenz im Gehalte der einzelnen Stoffe in den beiden Aschen war im Dunkeln immer geringer als im Licht. Die Aufstellungen über die Verteilung der Nährstoffe in der Asche ergeben folgende Resultate:

CaO. In der Asche der Cotyledonen der im Lichte gezogenen Kalkpflanzen kam ein Teil Calciumoxyd auf 11,26 bis 11,97 Teile Asche, in der Asche der von den Cotyledonen befreiten Pflanzen auf 11,71 bis 11,90 Teile Asche. Im Dunkeln entsprachen bei den Cotyledonen 16,55, bei den Pflanzen 15,09 Teile der Asche einem Teile Kalk.

Obzwar in den Keimblättern der kalkfreien Kulturen im Licht mehr Kalk enthalten war als in denen der Normalkulturen, so war derselbe doch in der Asche der Ersteren im Vergleiche zu den übrigen Stoffen weniger konzentriert. Im Dunkeln enthielten die Cotyledonen der kranken Bohnen weniger Kalk als die der gesunden; das Verhältnis von CaO zu der Gesamtasche war hier wie 1 : 36,32.

Der Kalk in den Pflanzen ohne Cotyledonen konnte in den kalkfreien Kulturen nur aus den Keimblättern stammen; es wurden nur ganz geringe Mengen aufgenommen, wie dies aus der Zusammenstellung der absoluten in der Pflanze vorhandenen Stoffmengen ersichtlich ist. Besonders geringe Quantitäten von Kalk wanderten bei den im Dunkeln kalkfrei kultivierten Keimlingen in die Pflanzen ein, obzwar gerade aus den Cotyledonen dieser Keimlinge eine besonders starke Auswanderung des Kalkes stattgefunden hatte. Ein großer Teil dieser Kalkmenge ist aber, wie früher gezeigt wurde, in die Nährlösung übergegangen.

K₂O. Das Kali war in den Keimblättern und in den Pflanzen der normal im Lichte gezogenen Keimlinge beinahe in der gleichen Konzentration vorhanden, obzwar erstere weniger von diesem Stoffe als letztere enthielten. Die gleiche Konzentration des K₂O wie bei den Normalpflanzen im Lichte zeigten auch die gesunden Pflanzen der Dunkelversuche, während in ihren Cotyledonen sich das Verhältnis von K₂O zu allen Aschenbestandteilen wie 1 : 1,84 stellte.

Die Cotyledonen der kalkfrei im Lichte gezogenen Bohnen, welche mehr Kali enthielten als die der Kalkbohnen, zeigten eine Verteilung des Kali in der Asche wie 1 : 1,92, während bei den Cotyledonen der Dunkelkeimlinge das Verhältnis von 1 : 1,85 und bei den Pflanzen ohne Cotyledonen, der kalkfreien Kulturen im Licht und

Aus den mitgeteilten Versuchen geht hervor, daß in der Asche der in kalkfreien Lösungen gezogenen Keimlingen stets verhältnismäßig mehr Magnesia vorhanden war, als in der Asche einer gleichen Anzahl in normaler Lösung kultivierter Keimlinge.

Kalkentzug hat bei den im Dunkeln kultivierten Pflanzen ohne Cotyledonen, verglichen mit den Kalkpflanzen, eine Steigerung der Konzentration der Magnesia in der Asche zur Folge, während bei den Lichtpflanzen die Konzentration der Magnesia in den gesunden Pflanzen nicht ganz erreicht wird.

Auch die Konzentration der anderen unentbehrlichen Nährstoffe und das Verhältnis derselben zum Kalk, wird durch den Kalkmangel stark beeinflusst. Ob in dieser Tatsache die Ursache der Erkrankung der kalkfrei gezogenen Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* zu suchen ist, wurde nicht näher geprüft.

Die Loew'sche Annahme vom Ersatze des Calciums in den Calcium-Nuclein-Verbindungen durch Magnesium gewinnt durch die besprochenen Untersuchungen an Wahrscheinlichkeit, doch muß erst durch weitere Beobachtungen festgestellt werden, ob das, unter den oben erwähnten Umständen, im Verhältnis zu den Kalkpflanzen in den kalkfrei gezogenen Pflanzen in größerer Menge vorhandene Magnesium nicht in anderer Weise Verwendung findet. Ferner wird auch noch die Funktion der anderen, in den ohne Kalk gezogenen Pflanzen gegenüber den Normalpflanzen, in größerer Menge beobachteten Aschenbestandteile nachgewiesen werden müssen.

Unsere weiteren, im Arbeitsplane auf Seite 265 mitgeteilten Untersuchungen werden sich darauf beschränken, festzustellen, wie die unentbehrlichen Nährstoffe, bei Kultur der Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* in verschiedenen Substraten, in der Pflanze verteilt sind und ob bei Mangel eines Nährstoffes ein anderer in erhöhtem Maße von der Pflanze aufgenommen wird.

Zusammenfassung.

1. Die Erkrankung der in kalkfreien Nährstofflösungen im Licht kultivierten Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* erfolgt um so schneller, je günstiger die sonstigen Wachstumsbedingungen sind. Im Dunkeln treten die Krankheitssymptome früher als im Licht auf. Je günstiger die Bedingungen für die Vegetation sind, desto mehr bleiben die kalkfrei gezogenen Pflanzen, zur Zeit des Auftretens der Erkrankung, in der Größe gegen die Kalkpflanzen zurück.

Blütenbiologische Untersuchungen.

Von
Dr. Carl Detto.

I.

Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der Ophrysblüte

nebst Bemerkungen über die Mohrenblüte bei *Daucus carota*.

Hierzu 5 Abbildungen im Text.

Linné fasste die ihm bekannten Formen der Orchideengattung *Ophrys* unter dem Namen *Ophrys insectifera* zusammen und deutete damit eine Ähnlichkeit der Blüten dieser Pflanzen, die heute auf zahlreiche Arten verteilt sind, an, welche, wenigstens bei unseren einheimischen Formen, jedem in höchstem Maße auffällt.

Die Frage nach einer ökologischen Bedeutung der „Insekten“ so sehr ähnlichen Blüten oder besser Labellen, da nur dieser Teil die Tierähnlichkeit zum Ausdruck bringt, lag nahe und war berechtigt, nachdem solche Fragestellungen durch Darwin einen bestimmten, wissenschaftlichen Sinn bekommen hatten. Aber schon Robert Brown warf in einer seiner morphologischen Abhandlungen im Jahre 1833 diese Frage auf und kam auf den Gedanken, ob nicht bei *Ophrys* statt einer Anlockung der Insekten vielmehr eine Abschreckung derselben von Nutzen und durch die Form und Farbe der Blüten bewirkt sei. Darwin selbst wies diese Vermutung ab, und seitdem scheint sie kein Interesse mehr gefunden zu haben.

In den Sommersemestern 1903 und 1904 habe ich mich auf Veranlassung von Herrn Professor Stahl um eine experimentelle Behandlung dieser Frage bemüht. Ich ging dabei von der Voraussetzung aus, daß man in erster Linie die Gewohnheiten der in Betracht kommenden Insekten zum Maßstabe der Möglichkeit einer Mimicry machen müsse, und daß unser eigenes Auge gewissermaßen nur der Fragesteller ist, der mit Vorurteilen an die Natur dieser Dinge herantritt. Es nehmen deshalb die Untersuchungen über das Verhalten der Bienen und Hummeln beim Blütenbesuche den breitesten Raum ein.

Der letzte Abschnitt bringt einige Bemerkungen über die Bedeutung der sog. Mohrenblüten bei *Daucus*.

1. 13. 6. 03. Von 869 Blüten (an 131 Pflanzen) sind 12 merkbar angeschwollen (1,4 ‰).
2. 17. 6. 03. Von 466 Blüten (an 113 Pflanzen) sind 7 merkbar angeschwollen (1,5 ‰).
3. 26. 6. 03. Von 53 Blüten (an 5 Pflanzen) sind 10 merkbar angeschwollen (1,9 ‰).

Die Beobachtungen fallen sämtlich in das letzte Drittel der Blütezeit (Mai und Juni) dieser Art¹⁾; es erwiesen sich also in dieser Zeit von 1388 Blüten erst 29 als befruchtet (2,1 ‰). Das Stadium der Schwellung war bei den untersuchten Blüten natürlich verschieden, doch wurden völlig reife Kapseln nicht gefunden, sondern nur grüne. Da die Zeit von der Bestäubung bis zur deutlich erkennbaren Schwellung des Fruchtknotens (bei in Wasser kultivierten abgeschnittenen Stengeln und allogamer Bestäubung) etwa 14 Tage beträgt, so kann ein grosser Teil der Bestäubungen an den gezählten Blüten erst in der zweiten Hälfte der Blütezeit stattgefunden haben, was auf die Seltenheit der Insektenbesuche noch deutlicher hinweist. Dieser Umstand wird noch auffälliger, wenn man bedenkt, dass eine unbestäubte Blüte sich wenigstens 14 Tage lang frisch erhält.

Die diesjährigen Zählungen, an fünf Standorten vorgenommen, ergaben für Muscifera folgendes:

1. 12. 7. 04. Von 38 Blüten (an 8 Pflanzen) haben 2 angesetzt (5,3 ‰).
2. 13. 7. 04. Von 81 Blüten (an 17 Pflanzen) haben 2 angesetzt (2,4 ‰).
3. 15. 7. 04. Von 193 Blüten (an 30 Pflanzen) haben 19 angesetzt (9,8 ‰).
4. 17. 7. 04. Von 214 Blüten (an 28 Pflanzen) haben 6 angesetzt (2,8 ‰).
5. 20. 7. 04. Von 512 Blüten (an 66 Pflanzen) haben 50 angesetzt (9,8 ‰).

Das ergibt für die 1048 Blüten (149 Pflanzen) im Jahre 1904 7,5 ‰ Fruchtansatz.

Die Angaben für Aranifera, welche sich bei Jena nur an einem Standorte in grösserer Anzahl findet, umfassen ein geringeres Beobachtungsmaterial.²⁾ Am 30. 5. 03, also gegen Ende der Blütezeit, die vom Mai bis Anfang Juni währt, zeigten von 127 Blüten (an 32 Pflanzen) 10 eine Schwellung des Fruchtknotens (8 ‰). Am 22. Mai dieses Jahres waren unter 153 Blüten (an 51 Pflanzen) 9 Fruchtansätze zu finden, also 6 ‰.

Diese Zahlen geben wenigstens eine ungefähre Vorstellung von der Grösse des Fruchtansatzes bei Muscifera und Aranifera.

1) Die Blütezeiten sind stets nach M. Schulze (l. c.) angegeben.

2) Eine grössere Anzahl von Pflanzen verdanke ich Herrn cand. rer. nat. Stier.

ihnen gleichzeitig einen Schluss ziehen, auf den Erfolg der Entleerungen, von denen dabei anzunehmen ist, daß sie sämtlich durch Insekten bewerkstelligt wurden.

Von den 1335 an den genannten Tagen durchmusterten Blüten zeigten 19 angeschwollene Fruchtknoten, waren also höchst wahrscheinlich allogam befruchtet worden.¹⁾ Zu diesem Erfolge waren höchstens 19 Pollinien nötig, da mit einem derselben infolge der großen Elastizität der die Massulae zusammenhaltenden Fäden und der starken Klebrigkeit der Narbenfläche gewiß mehrere Blüten auch von Insekten belegt werden könnten. Nehmen wir aber trotzdem an, daß 19 Pollinien verbraucht worden wären, so sind, weil am 13. Juni 102 und am 17. Juni 80 Pollinien entfernt waren, im Maximum 163 verloren gegangen, d. h. 89 %. Obwohl diese Rechnung nicht absolut richtig sein kann, weil trotz genauestem Absuchen nicht alle Exemplare eines Standortes gefunden werden können und weil man nicht weiß, wie weit die betreffenden Insekten mit den Pollinien von einem Standort zum anderen fliegen, so ergibt sich doch immerhin auch hieraus der äußerst schwache Besuch der *Muscifera* von seiten der bestäubenden Insekten.

Es dürfte von Interesse sein, mit diesen Ergebnissen die v. Gössnitz'schen Beobachtungen an einigen anderen Orchideen der hiesigen Flora zu vergleichen.

A. Fruchtansatz (1903):

Cypripedium calceolus L., 26. 6. 03 (Blütezeit Mai und Juni): unter 57 Blüten (50 Pflanzen) 37 mit Fruchtansatz (65 %).

Orchis fusca Jaqu., 26. 6. 03 (Blütezeit Mai und Juni): unter 132 Blüten (5 Pflanzen) 22 Fruchtansätze (16,6 %).

Orchis militaris (Rivini), 26. 6. 03 (Blütezeit Mai bis Mitte Juni): von 118 Blüten (10 Pflanzen) 2 Fruchtansätze (1,7 %).

Platanthera bifolia Rchb., 26. 6. 03 (Blütezeit Ende Mai bis Anfang Juli): unter 617 Blüten (34 Pflanzen) 55 Fruchtansätze (9 %).

Platanthera chlorantha Custer, 26. 6. 03 (Blütezeit Mai bis Anfang Juli): unter 29 Blüten (1 Pflanze) 21 Fruchtansätze (72 %).

Gymnadenia albida Rich., 28. 6. 03 (Mai bis Juli): von 200 Blüten (20 Pflanzen) 185 Fruchtansätze (92,5 %).

1) Man darf annehmen, daß in der Natur Schwellung durch Bastardierung höchst selten vorkommt. Selbstbefruchtung wurde nie beobachtet, vgl. Darwin (l. c. pag. 41 u. 46); ich selbst habe zahlreiche Blüten geprüft und nie etwas bemerkt, was darauf hätte hindeuten können, auch nicht bei *Aranifera*.

Document number : 9837 :

am 23. 4. 03: von 82 Blüten (14 Pflanzen)
am 1. 5. 03: von 207 Blüten
am 28. 6. 03: von
am 22. 7. 03: von 22 %).

1953: von 207 Blüten
1954: von 357 Blüten

~~SECRET~~

... .. (34 Blüten & 4 Pflanzen)

... (27 Pflanzen)

unter 100 Blüten

... 4. 11. 1954 Blüten

Blüten

4: unter 64

1542000

Geschäftsbereich: ☐ 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46. 47. 48. 49. 50. 51. 52. 53. 54. 55. 56. 57. 58. 59. 60. 61. 62. 63. 64. 65. 66. 67. 68. 69. 70. 71. 72. 73. 74. 75. 76. 77. 78. 79. 80. 81. 82. 83. 84. 85. 86. 87. 88. 89. 90. 91. 92. 93. 94. 95. 96. 97. 98. 99. 100. 101. 102. 103. 104. 105. 106. 107. 108. 109. 110. 111. 112. 113. 114. 115. 116. 117. 118. 119. 120. 121. 122. 123. 124. 125. 126. 127. 128. 129. 130. 131. 132. 133. 134. 135. 136. 137. 138. 139. 140. 141. 142. 143. 144. 145. 146. 147. 148. 149. 150. 151. 152. 153. 154. 155. 156. 157. 158. 159. 160. 161. 162. 163. 164. 165. 166. 167. 168. 169. 170. 171. 172. 173. 174. 175. 176. 177. 178. 179. 180. 181. 182. 183. 184. 185. 186. 187. 188. 189. 190. 191. 192. 193. 194. 195. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 202. 203. 204. 205. 206. 207. 208. 209. 210. 211. 212. 213. 214. 215. 216. 217. 218. 219. 220. 221. 222. 223. 224. 225. 226. 227. 228. 229. 230. 231. 232. 233. 234. 235. 236. 237. 238. 239. 240. 241. 242. 243. 244. 245. 246. 247. 248. 249. 250. 251. 252. 253. 254. 255. 256. 257. 258. 259. 260. 261. 262. 263. 264. 265. 266. 267. 268. 269. 270. 271. 272. 273. 274. 275. 276. 277. 278. 279. 280. 281. 282. 283. 284. 285. 286. 287. 288. 289. 290. 291. 292. 293. 294. 295. 296. 297. 298. 299. 300. 301. 302. 303. 304. 305. 306. 307. 308. 309. 310. 311. 312. 313. 314. 315. 316. 317. 318. 319. 320. 321. 322. 323. 324. 325. 326. 327. 328. 329. 330. 331. 332. 333. 334. 335. 336. 337. 338. 339. 340. 341. 342. 343. 344. 345. 346. 347. 348. 349. 350. 351. 352. 353. 354. 355. 356. 357. 358. 359. 360. 361. 362. 363. 364. 365. 366. 367. 368. 369. 370. 371. 372. 373. 374. 375. 376. 377. 378. 379. 380. 381. 382. 383. 384. 385. 386. 387. 388. 389. 390. 391. 392. 393. 394. 395. 396. 397. 398. 399. 400. 401. 402. 403. 404. 405. 406. 407. 408. 409. 410. 411. 412. 413. 414. 415. 416. 417. 418. 419. 420. 421. 422. 423. 424. 425. 426. 427. 428. 429. 430. 431. 432. 433. 434. 435. 436. 437. 438. 439. 440. 441. 442. 443. 444. 445. 446. 447. 448. 449. 450. 451. 452. 453. 454. 455. 456. 457. 458. 459. 460. 461. 462. 463. 464. 465. 466. 467. 468. 469. 470. 471. 472. 473. 474. 475. 476. 477. 478. 479. 480. 481. 482. 483. 484. 485. 486. 487. 488. 489. 490. 491. 492. 493. 494. 495. 496. 497. 498. 499. 500. 501. 502. 503. 504. 505. 506. 507. 508. 509. 510. 511. 512. 513. 514. 515. 516. 517. 518. 519. 520. 521. 522. 523. 524. 525. 526. 527. 528. 529. 530. 531. 532. 533. 534. 535. 536. 537. 538. 539. 540. 541. 542. 543. 544. 545. 546. 547. 548. 549. 550. 551. 552. 553. 554. 555. 556. 557. 558. 559. 560. 561. 562. 563. 564. 565. 566. 567. 568. 569. 570. 571. 572. 573. 574. 575. 576. 577. 578. 579. 580. 581. 582. 583. 584. 585. 586. 587. 588. 589. 590. 591. 592. 593. 594. 595. 596. 597. 598. 599. 600. 601. 602. 603. 604. 605. 606. 607. 608. 609. 610. 611. 612. 613. 614. 615. 616. 617. 618. 619. 620. 621. 622. 623. 624. 625. 626. 627. 628. 629. 630. 631. 632. 633. 634. 635. 636. 637. 638. 639. 640. 641. 642. 643. 644. 645. 646. 647. 648. 649. 650. 651. 652. 653. 654. 655. 656. 657. 658. 659. 660. 661. 662. 663. 664. 665. 666. 667. 668. 669. 670. 671. 672. 673. 674. 675. 676. 677. 678. 679. 680. 681. 682. 683. 684. 685. 686. 687. 688. 689. 690. 691. 692. 693. 694. 695. 696. 697. 698. 699. 700. 701. 702. 703. 704. 705. 706. 707. 708. 709. 710. 711. 712. 713. 714. 715. 716. 717. 718. 719. 720. 721. 722. 723. 724. 725. 726. 727. 728. 729. 730. 731. 732. 733. 734. 735. 736. 737. 738. 739. 740. 741. 742. 743. 744. 745. 746. 747. 748. 749. 750. 751. 752. 753. 754. 755. 756. 757. 758. 759. 760. 761. 762. 763. 764. 765. 766. 767. 768. 769. 770. 771. 772. 773. 774. 775. 776. 777. 778. 779. 780. 781. 782. 783. 784. 785. 786. 787. 788. 789. 790. 791. 792. 793. 794. 795. 796. 797. 798. 799. 800. 801. 802. 803. 804. 805. 806. 807. 808. 809. 810. 811. 812. 813. 814. 815. 816. 817. 818. 819. 820. 821. 822. 823. 824. 825. 826. 827. 828. 829. 830. 831. 832. 833. 834. 835. 836. 837. 838.

[illegible]

Fruchtblatt: 1 1/2 - 2 1/2 (Pflanzen)

180	mit	Flughöhe:	1500	m	75.3	Blüten
-----	-----	-----------	------	---	------	--------

(vi) Pflanzen) 1966 mit Fruchtansatz = 1,1 bis 3,4 unter

also known as (Pillager) 1892 and 75-2500-54

Lintula vnto R. Br. Bäärz = M. ... 1797 Juli am

am 7.04.: unter 50 Blüten (9 Pflanzen = 4 Blühen + 1 Pflanze mit 49 Bl.):

am 7. 04: unter 500 Blüten 12 Fächerchen 25 mm Fruchtansatz

DATE: 10/10/1964

8. *Junonia subviridis* (Cuv.) 25-30 mm. Fairly rare. Abundant in the

1.6. am 12. 7. 04: unter 1000 Blühen 12 Pflanzen, 959 mit

[illegible]

Fruchtbaum (94, 107) am 10.10.51 unter 1104 Blüten (107: 1 haufen)

1899 mit Fruchtansatz 1899

(continued from page 1)

in Mai und Juni) am 13. 7. 04: unter 22 Blättern (2 Pflanzes)

am 12. (95,4 %): am 29. 7. (14): unter 23 Blüten (2 Pfannen)

AMMUNITION (87 %)

Figure 10.10

Eine andere Reihe von Zählungen erhielt ich ebenfalls durch Gößnitz aus montanem Gebiete (Weid bei St. Gallen in der Schweiz), welche in der Zeit vom 17.—20. August 1904 ausgeführt wurden und folgende, mit den vorigen im Ganzen übereinstimmende Resultate hatten.

Orchideen von St. Gallen, August 1904:

Orchis maculata L.: unter 8285 Blüten (227 Pflanzen) 5601 mit Fruchtansatz (67,6 %).

Orchis latifolia L.: unter 1445 Blüten (58 Pflanzen) 1025 mit Fruchtansatz (80 %).

Gymnadenia conopsea R. Br.: unter 4385 Blüten (80 Pflanzen) 3705 mit Fruchtansatz (84,5 %).

Platanthera chlorantha Custer: unter 265 Blüten (an 12 Pflanzen) 237 mit Fruchtansatz (89,4 %).

Platanthera bifolia Richb.: unter 306 Blüten (an 16 Pflanzen) 267 mit Fruchtansatz (87,2 %).

Epipactis alba Crantz z. T.: unter 586 Blüten (an 126 Pflanzen) 453 mit Fruchtansatz (77,3 %).

Epipactis viridiflora Hoffm.: unter 356 Blüten (an 17 Pflanzen) 269 mit Fruchtansatz (75,6 %).

Neottia nidus avis Rich.: unter 582 Blüten (an 20 Pflanzen) 420 mit Fruchtansatz (72,2 %).

Man ersieht aus dieser Zusammenstellung, daß die Falterblumen *Platanthera bifolia* und *chlorantha*, *Gymnadenia albida* und *conopsea*, einen sehr starken Fruchtansatz erzielen können, wenn auch gelegentlich, wahrscheinlich infolge ungünstiger Standortverhältnisse, der Besuch gering ist (9 % Ansatz bei *P. bifolia*). Bei den Angaben für *Gymnadenia conopsea* ist zu berücksichtigen, daß die Beobachtungen aus dem Anfange der zweiten Hälfte der Blütezeit stammen.

Bei *Orchis latifolia* und *maculata* entspricht der Ansatz der Tätigkeit der Besucher, der Bienen und Hummeln.

Die Bestäuber der *O. fusca* und *militaris* scheinen noch unbekannt zu sein. Bei diesen Arten wäre ein höherer Fruchtansatz zu erwarten gewesen, doch sind die Zählungen für eine endgültige Beurteilung nicht umfassend genug. Der Ansatz bei *Cypripedium* kann wohl mit Bezug auf die Bestäuber und die Blüteneinrichtung als verhältnismäßig stark bezeichnet werden. Dagegen ist der Ansatz bei *Listera* ziemlich schwach zu nennen, weil diese Pflanze auch zur Selbstbestäubung befähigt ist und weil die anderen Selbstbestäuber, *Epipactis alba* und *rubiginosa*, sehr hohe Zahlen erreichen.

Am 13. Juni 1903 habe ich anderthalb Stunden lang zehn nahe beieinander gewachsene Exemplare von *Muscifera* bewacht. Es umschwärmten während dieser Zeit (5—6³⁰ nachmittags) zahlreiche mittelgroße Fliegen die Stengel. Aber erst während der letzten halben Stunde setzten sich nacheinander zwölf Tiere auf ihnen nieder und betupften mit ihren Rüsseln eingehend die Inflorescenzachsen, krochen auch auf die Blüten, oft über die Seitenpetalen, und betupften die Blüten selbst ganz nahe an der Narbe, von oben und unten kommend, langsam und ruhig. Es fand aber keine Pollinienanheftung statt. Im Mai dieses Jahres habe ich die Beobachtung an denselben Exemplaren und einigen hinzugesteckten wiederholt; diesmal ging keine der zahlreich vorhandenen Fliegen auf die Stengel oder Blüten.

Ausgenommen den oben erwähnten Fall scheint noch niemals beobachtet worden zu sein, daß Apiden die Blüten von *Aranifera* und *Muscifera* aufsuchen, und es ist so gut wie ausgeschlossen, daß die Honigbiene und die Hummeln als Bestäuber in Betracht kommen, obwohl sie an den Standorten dieser Pflanzen häufig zu beobachten sind, da verschiedene andere von ihnen gut beflogene Arten dort zum Teil in größeren Massen gleichzeitig blühen. Dahin gehören z. B. die von Hummeln aufgesuchten *Polygonatum multiflorum*, *Orchis tridentata*, *fusca*, *militaris*¹⁾, *Trifolium*-Arten, *Aquilegia vulgaris*, *Primula officinalis*, *Rosa*-Arten, ferner *Thymus serpyllum*, *Lotus corniculatus*, *Polygala vulgaris* von Hummeln und Honigbienen besucht, *Ajuga genevensis* von Hummeln und anderen Apiden, *Fragaria vesca* von Honigbienen und niederen Bienenarten, *Euphorbia cyparissias* von niederen Bienen und Blattwespen beflogen.

Es ist also gewiß ein reiches Insektenmaterial an den Standorten der genannten Pflanzen vorhanden; es scheinen aber selbst die niederen Apiden und andere Hymenopteren die Blüten so gut wie ganz zu meiden. Denn daß die betreffenden Tiere nur zufällig den Beobachtern entgangen seien, läßt sich an der Hand der oben gegebenen Statistik des Fruchtansatzes und der Pollinientleerung nicht annehmen. Man kann vielmehr der ganzen Sachlage nach wohl mit Recht den Schluss ziehen, daß höhere Apiden, vor allem Hummeln und Honigbienen, die Blüten überhaupt nicht bestäuben, weil sonst

1) Für *Orchis fusca* (*purpurea*) und *militaris* geben Müller und Knuth keine Besucher an; es dürften aber doch nach Analogie zunächst die Hummeln in Betracht kommen.

ein bei weitem besseres Resultat zu erwarten wäre, wie der Vergleich mit dem Fruchtansatz bei *Orchis maculata* und *latifolia* zeigt.

Die Frage, warum Hummeln und Honigbienen die Blüten der *Ophrys aranifera* und *muscifera* nicht befliegen, soll im folgenden eingehender untersucht werden.

2. Über die Ursachen des Ausbleibens der Bienen bei *Ophrys*.

Dafs eine streng symmetrische Labellum-Blüte von höheren Bienen vermieden wird, ist eine gewifs auffällige Erscheinung. Die Frage nach den Bedingungen derselben liefse sich von vornherein beantworten, und ich will solche Deutungsmöglichkeiten zunächst anführen, zugleich mit Hinweisen auf ihren Erklärungswert.

1. Dafs die in Betracht kommenden Insekten in genügender Anzahl an den Standorten der *Ophrys*-Arten vorkommen, habe ich bereits hervorgehoben. Dieser Umstand kommt also nicht in Frage.

2. Man könnte an die Unscheinbarkeit der Blüten oder der Inflorescenz denken, aber es gibt viel unscheinbarere und verstecktere Blüten, welche reichlich von den in Rede stehenden Insekten besucht werden: *Rhamnus frangula*, *Ampelopsis hederacea*, *Bryonia dioeca* und viele andere.¹⁾ Von niedrig wachsenden Kräutern wird z. B. *Viola tricolor* v. *arvensis* von Bienen und Hummeln befliegen.

3. Auch die Farbe der Blüte kann für sich allein nicht verantwortlich gemacht werden (*Muscifera* dunkelpurpurn bis schwarzrot, *Aranifera* braun bis grau- oder olivenbraun), weil viele ähnlich gefärbte Blumen keineswegs vermieden werden. So wird *Nonnea pulla* von *Eucera*-Arten, *Bartsia alpina* von Hummeln, *Geranium phaeum*, *Scrophularia nodosa*, *Lonicera alpigena* von Honigbienen und Hummeln besucht.²⁾

Auch die Anordnung der Blüte an der Achse und ihr Bau kann keinen Grund abgeben. Zwar sind die verwandten Formen, welche von höheren Bienenarten besucht werden (*Orchis*), mehr oder weniger trichterförmig oder labiatenartig gestaltet, wer aber das Treiben der Bienen und Hummeln auf den Blüten genauer beobachtet hat, weifs, dafs sie selbst durch die schwierigsten Strukturverhältnisse nicht ab-

1) Z. B. *Sicyos angulata*, *Trianosperma*, *Vitis vinifera*, *Reseda*-Arten, *Vaccinium myrtillus*, *Acer*-Arten, *Rhamnus cathartica*, *Rhus cotinus*, *Gleditschia triacantha*, *Ptelea trifoliata*, *Tilia* (vgl. Knuth l. c.).

2) *Lonicera alpigena* sehr stark von Honigbiene und verschiedenen Hummelarten im hiesigen botanischen Garten.

gehalten werden, nach Beute zu suchen und auch unter ganz ungewöhnlichen Bedingungen die Untersuchung von Blüten vornehmen. Wenn sie z. B. die von *Bombus terrestris* gebissenen Löcher an *Symphytum* oder *Vicia sepium* benützen, so ist das gewiss keine normale, von vornherein durch einen nichtvariablen Instinkt diktierte Reaktion, und wenn sie sich an den kleinen Blüten der *Rhamnus frangula* und der *Viola tricolor* v. *arvensis* festzuhalten wissen, so kann die Form des Ophrys-Labelleum nicht als ungünstig für das Anfliegen und Festhalten an der Blüte bezeichnet werden. Müller sah in den Alpen einen *Bombus terrestris* ♀ sich vergeblich bemühen, den Rüssel in die Blüten der *Erica carnea* zu bringen, und einen *B. hortorum* ♀, welcher nur solche Blütenbüschel dieser Pflanze aufsuchte, die er, rückwärts auf dem Boden liegend, mit dem Rüssel erreichen konnte (1881, pag. 385).

4. *Ophrys aranifera* scheint völlig geruchlos zu sein, *O. muscifera* läßt in größeren Mengen einen sehr schwachen, angenehm aromatischen Geruch erkennen. Dafs für den Menschen geruchlose Blüten reichlich besucht werden, ist bekannt; es ist aber kaum nötig, deshalb, wie es Kerner (l. c.) für *Ampelopsis* tut, anzunehmen, dafs ein nur den Insekten bemerkbarer Geruch entwickelt wird, und für die Bienen dürfte nach den Untersuchungen von Andreae (l. c.) diese Hypothese sogar falsch sein. Nicht riechend sind auch *Bryonia dioica*, *Vaccinium myrtillus* und *Trianosperma* (vgl. Knuth l. c. Bd. I pag. 106 und Kerner l. c. Bd. II pag. 201).

Einen abstofsenden, nur den Bienen und Hummeln bemerkbaren Geruch besitzen die Blüten nicht, da diese Tiere unter bestimmten Versuchsbedingungen sich ganz in der Nähe der Blüten aufhalten resp. über sie hinwegkriechen, ohne Notiz von ihnen zu nehmen (vgl. weiter unten).

5. Der Pollen der Ophrydinen scheint von Bienen ganz allgemein nicht gesammelt zu werden, was aus der Organisation der Pollinien und den Gewohnheiten dieser Insekten leicht verständlich ist. Da aber *Orchis* und andere sehr wohl von Bienen besucht werden, so kann darin kein Grund gesehen werden, der das Ausbleiben derselben erklären könnte.

6. Dagegen ist ein sehr wichtiger Umstand der Mangel an Nektar. H. Müller (1878, pag. 336) gibt zwar an, dafs „unter günstigen Bedingungen“ an *Muscifera*-Labelleum eine mediane Reihe von Nektartröpfchen abgeschieden werde, diese Sekretion mufs aber sehr selten sein, da ich sie mit Gewissheit an keiner Blüte feststellen konnte,

Blüte oder benutzen wie in vielen anderen Fällen die von den Hummeln verursachten.

Eine ähnliche Beobachtung, ebenfalls *B. terrestris* betreffend, machte Müller an *Primula elatior* und fügt hinzu: „Diese Tatsache ist bemerkenswert, da sie nebst vielen ähnlichen von mir berichteten beweist, daß die Insekten nicht durch Instinkt zu bestimmten ihnen angepaßten Pflanzen geleitet werden, sondern daß sie probieren, wo sie ankommen können¹⁾ und den Honig nehmen, wo und wie sie ihn erlangen können“ (1873, pag. 347). Die Honigbiene und *Osmia rufa* sah Müller (l. c.) den Rüssel mehrmals in verschiedene Blüten der Primel stecken, dann aber diese Pflanzen überhaupt verlassen. Auch auf *Iris pseudacorus* suchen Honigbienen bekanntlich umsonst den Nektar zu erlangen. Müller (1873, pag. 70) sah eine sich mehrfach vergeblich bemühen und dann auf *Ranunculus acer* übergehen, wo sie längere Zeit sog. Im hiesigen botanischen Garten sah ich eine ganze Anzahl von Honigbienen an der genannten Pflanze ihre erfolglosen Bemühungen ausführen; sie flogen von Blüte zu Blüte und quälten sich sekundenlang etwas zu erreichen. Vielleicht gelingt es ihnen aber ab und zu ein wenig Nektar zu erlangen (vgl. Knuth l. c. Bd. II, 2, pag. 466), und das mag sie veranlassen, längere Zeit auf den Pflanzen zu verweilen, entgegen der Beobachtung Müllers an *Primula*.

Müller hat mehrfach beschrieben, wie Bienen und Hummeln verschiedene Blüten erfolglos besuchen, so *Bombus terrestris*, *lapponicus* und *pratorum* (sämtlich ♀) *Crocus vernus*, eine Falterblume (1881, pag. 59). Mit Gewalt zwängten sich Hummeln in die Falterblume *Rhinanthus alpinus*, ohne etwas zu erreichen und drei Königinnen des *B. mastrucatus* versuchten vergeblich die Kronröhre der *Pedicularis verticillata* mit den Kiefern von aussen her zu erbrechen; ebenso *B. terrestris* (l. c. pag. 287 und 297). Die Honigbiene sah Müller vergeblich an der großblütigen Form *Calamintha alpina* saugen (l. c. pag. 321), *Bombus mendax* an *Gentiana nivalis* (l. c. pag. 343). Nach einigen vergeblichen Anstrengungen gingen die Tiere zu anderen Blüten über.

Man muß sich fragen, warum nicht auch *Ophrys* in dieser eingehenden Weise von Hummeln und Bienen untersucht wird.

Alle soeben besprochenen Blüten (*Aquilegia* usw.) enthalten freilich Nektar, und es könnte auf diesen Umstand zurückgeführt werden, daß die Tiere diese Pflanzen überhaupt aufsuchen.

1) Von mir gesperrt. Dieselbe Ansicht bei Darwin (1877, pag. 399).

über von ungefähr 10 Uhr an gewöhnlich nur sehr wenige Bienen in den Buchweizenfeldern.“ Es geht aus dieser Beobachtung hervor, daß die Bienen nur deshalb nicht weiter sammeln, weil sie nichts mehr finden und nicht deshalb, weil ihnen irgendwie bekannt ist, daß von 10 Uhr ab nichts mehr vorhanden sei, was sie gebrauchen könnten. Wichtig ist eben für uns, daß sie überhaupt suchen.

Wie in letzter Zeit Forel (l. c.) und besonders Andreae¹⁾ (l. c.) wiederum nachgewiesen haben, ist es in allererster Linie die Farbe, welche die höheren Bienen anlockt, und besonders das Experiment Darwins an *Lobelia erinus*²⁾ ist geeignet, die Tatsache hervorzuheben, daß selbst in grosser Nähe nicht das Vorhandensein von Nektar, sondern das einer bunten Blüte für den Besuch und die Ausnützung dieser Nektarquelle maßgeblich ist³⁾ (vgl. auch Giltay l. c.).

Im übrigen muß daran erinnert werden, daß das Verhalten der Bienen gegenüber ihrem Honig nicht übertragen werden darf auf ihre Beziehungen zum Blütennektar. Der Honig ist ein durch die Tätigkeit der Tiere veränderter Nektar und besteht in der Regel nicht, und vielleicht überhaupt niemals völlig, aus dem Nektar einer einzigen Pflanzenart. Man wird diese Tatsache beachten müssen bei experimentellen Untersuchungen, wo häufig Nektar und Honig als gleichwertig behandelt werden. Für den vorliegenden Fall war es jedoch nur von Bedeutung zu wissen, daß Stoffe, welche von den Bienen sehr gern genossen werden, oft selbst aus geringer Entfernung nicht gewittert werden. Wir dürfen mit Rücksicht darauf sagen, daß der Nektarmangel bei *Ophrys* das völlige Ausbleiben der höheren Bienen nicht erklärt; man müßte immerhin Tiere finden, welche wenigstens den Versuch machen, auf diesen Blüten etwas zu entdecken.

Man muß außerdem hinzufügen, daß die Tiere, auch wenn der Nektarduft wichtig für die Anlockung wäre, doch nicht „wissen“ könnten, ob nicht vielleicht Pollen zu erbeuten ist. Da aber diese Tiere überhaupt nichts wissen und keine Betrachtungen über Eventualitäten anstellen, so muß irgend etwas vorhanden sein, was sie herbeizieht, und das ist, wie genugsam feststeht, der optische Reiz der Farben. Daß in der Farbe unserer *Ophrys*-Arten keine Ursache für

1) Vgl. auch Giltay l. c.

2) Darwin erwähnt an derselben Stelle, daß nach Anderson Bienen eine *Calceolaria* nach Entfernung der Kronblätter nicht wieder besuchten.

3) Wenigstens unter gewissen die Einstellung der Tiere betreffenden Voraussetzungen; vgl. den später folgenden Aufsatz.

grundlegenden Orchideenwerke zurückgewiesen wurde. Darwin erhebt folgenden Einwand: „Robert Brown hatte die Idee, daß die Blüten (von *Apifera*) den Bienen glichen, um deren Besuche abzuweisen; dies scheint mir jedoch äußerst unwahrscheinlich zu sein. Die Blüten mit ihren rosa Kelchblättern gleichen keiner britischen Bienenart und wahrscheinlich ist es, wie ich gehört habe, richtig, daß die Pflanze ihren Namen nur darum erhielt, weil das haarige Labellum dem Unterleib der Hummel etwas ähnlich ist. Wir sehen, wie phantastisch viele der Namen sind — eine Art wird die Eidechsen-, eine andere die Frosch-Orchis genannt. Bei *Ophrys muscifera* ist die Ähnlichkeit mit einer Fliege viel grösser als die von *O. apifera* mit einer Biene, und doch hängt die Befruchtung der ersteren absolut nur von der Hülfe der Insekten ab und wird auch nur durch dieselben bewerkstelligt“ (1877 b, pag. 48).

Brown hatte offenbar die Meinung, daß die Insekten überhaupt von den *Ophrys*-Blüten abgewiesen werden sollten. Er war nach Darwin (1877 b, pag. 46) der Erste, der die Selbstbestäubungseinrichtung bei *Apifera* erkannte, da er aber dieses Faktum auch auf die übrigen Arten übertrug, so hat Darwin entschieden Recht, wenn er darauf aufmerksam macht, daß bei der Fliegen-*Ophrys*, welche auf Insekten angewiesen ist, die Brown'sche Ansicht nicht zutreffen könne. Sobald man sich aber die Frage stellt, warum ganz bestimmte Insekten unter den Besuchern fehlen, so kann auf Grund der Gewohnheiten der ausgeschlossenen Tiere die Idee Browns unter Umständen ganz wohl ihre Bedeutung haben, wenigstens ist sie beachtenswert.

Natürlich wäre es unrichtig, die ganze *Ophrys*-Blüte einem Insekte zu vergleichen; es kann sich nur um das Labellum handeln. Eine Insektenähnlichkeit der Labellen von *Apifera*, *Muscifera* und *Ara-nifera* ist aber für das menschliche Auge unzweifelhaft vorhanden, und Linné faßte infolgedessen sämtliche Arten mit dem Namen *Ophrys insectifera* zusammen (vgl. Schulze l. c. Nr. 26). Die Ähnlichkeiten aber im einzelnen zu bestimmen, dürfte aussichtslos sein. Man könnte von der *Apifera*-Blüte sagen,¹⁾ daß sie den Anschein erwecke, als ob in einer hellrosafarbenen Blüte eine grössere Arbeiterin der Garten- oder Erdhummel sässe und Nektar söge. Das Labellum von *Muscifera* dagegen gleicht wohl kaum einer einheimischen Fliege,

1) Gut kolorierte Abbildungen findet man in dem zitierten Orchideenwerke von M. Schulze.

möglich erscheinen lassen, daß mit dem Fernhalten der Honigbienen und Hummeln von den Blüten der *Ophrys*-Arten ein Nutzen für diese Pflanzen verbunden ist.

3. Vermutlicher Nutzen einer Abschreckung der Bienen von den *Ophrys*-Blüten.

Da die Honigbienen und Hummeln solche Pflanzen, auf denen sie nichts finden, in der Regel nach dem Besuche einer oder weniger Blüten verlassen, um sie nicht wieder aufzusuchen, so könnte es für *Ophrys*, deren Blüten sehr bald der Pollinien beraubt sein würden, nicht ganz bedeutungslos sein, wenn solche Insekten fern blieben, die eine erfolgreiche Pollinienübertragung gar nicht bewirken könnten. Bei *Orchis*-Arten, welche von Bienen und Hummeln besucht werden, weist das Vorhandensein eines Spornes darauf hin, daß der Kopf der Tiere bei jedem Besuche eine derartige Stellung zu Rostellum und Narbe einnimmt, daß die Anheftung der Pollinien und ihre Einführung in die Narbenhöhle einer zweiten Blüte nach Niederlegung der *Caudiculae* in erfolgreicher Weise erfolgen kann. Bei der spornlosen *Ophrys* würde der Erfolg ein ganz anderer sein. Die schnell arbeitenden Tiere würden sich bemühen mit dem Rüssel in die Narbenhöhle einzudringen, da eine andere Höhlung, in der sie Nektar suchen könnten, fehlt; infolgedessen würden sie, wenn sie ruhig tasteten, die Klebdrüsen mit dem Kopfe überhaupt nicht berühren oder bei ungestümerem Vorgehen sich die Pollinien so unregelmäßig ankitten, daß gar keine Garantie dafür bestünde, daß sie auf einer anderen Blüte in erfolgreicher Weise der Narbe genähert würden, da eben das die Bewegungen in übereinstimmender Weise Regelnde, die Führung des Rüssels durch den Sporn, hier fortfällt.

Es kommt hinzu, daß die Pollinien von *Ophrys muscifera* nach Darwin (1877 b, pag. 40) sechs Minuten brauchen, um die notwendige Überbiegung nach vorn (um 90°) auszuführen, eine Bewegung, die auch bei *Aranifera* langsam, bei *Orchis mascula* aber z. B. in einer halben Minute erfolgt (Darwin l. c. pag. 11). Dieser Umstand würde zur Folge haben, daß die *Ophrys*-Pollinien in die erforderliche Stellung erst gekommen sein würden, wenn das Insekt bereits mehrere Blüten untersucht und, da es nichts fände, die Pflanze bereits verlassen hätte, denn in sechs Minuten kann eine Biene oder Hummel eine große Anzahl von Blüten regelrecht ausbeuten. Die schon so erhebliche Pollinienverschleppung würde auf diese Weise durch die

- Trid.* (9) \times *Ar.* (25. 5.): am 16. 6. sind sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
2. *Ar.* (6) \times *O. fusca* (25. 5.): am 16. 6. sind 3 Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
- Fusca* (18) \times *Ar.* (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
3. *Ar.* (3) \times *Polygonatum multiflorum* (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; Pflanze sehr bald vertrocknet.¹⁾
4. *Ar.* (4) mit dem eigenen Pollen (autogam): am 16. 6. sind 3 Fruchtknoten geschwollen; 16. 7. viele Embryonen.

Muscifera gekreuzt mit anderen Arten (Mai 1903).

1. *Musc.* (5) \times *Orchis tridentata* (25. 5.): am 16. 6. sind 4 Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. sehr vereinzelte Embryonen.
- Tridentata* (5) \times *Musc.* (25. 5.): am 16. 6. sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
2. *Musc.* (5) \times *O. Rivini* (25. 5.): am 16. 6. ein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
- Rivini* (8) \times *Musc.* (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
3. *Musc.* (4) \times *Himantoglossum* (27. 5.): am 16. 6. an einem Fruchtknoten zweifelhafte Schwellung; 16. 7. keine Embryonen.
- Him.* (5) \times *Musc.* (27. 5.): am 16. 6. sind sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. vereinzelte schlechte Embryonen, 27. 7. ebenso.
4. *Musc.* (3) mit dem eigenen Pollen (autogam) (26. 5.): am 16. 6. zwei Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. zahlreiche Embryonen.

Muscifera gekreuzt mit anderen Arten (Juni 1904).

I. *Muscifera* \times *Orchis Rivini*.

A. Eine *Muscifera* mit 5 Blüten:

Blüte 1²⁾: am 4. 6. \times *Musc.*, 22. 6. starke Schwellung.³⁾

„ 2: „ 6. 6. \times *Rivini*, 22. 6. geringe „

„ 3: „ 6. 6. \times *Rivini*, 22. 6. „ „

26. 7. keine Embryonen.

1) Wegen des schnellen Absterbens der Pflanze glaubte ich, es könnte sich um eine Art von Giftwirkung handeln. Bei der Wiederholung (1904) blieb die Pflanze mit den Fruchtknoten frisch, entwickelte aber keine Embryonen.

2) Die erste ist jedesmal die unterste der zum Versuche verwendeten Blüten einer Ähre. In diesen und den späteren Fällen stets Xenogamie.

3) Wo die Angaben über die Embryonen fehlen, waren die Fruchtknoten nicht zur Reife gekommen, resp. vertrocknet.

Blüte 4: am 6. 6. \times Rivini, 22. 6. keine Schwellung

„ 5: „ 6. 6. \times Rivini, 22. 6. „ „

B. Eine Muscifera mit 5 Blüten:

Blüte 1: am 4. 6. \times Musc., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlreiche gute Embryonen.

„ 2: „ 6. 6. \times Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.

„ 3: „ 6. 6. \times Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.

„ 4: „ 6. 6. \times Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.

„ 5: „ 6. 6. \times Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.

II. Muscifera gleichzeitig mit O. Rivini und Muscifera belegt.

A. Eine Muscifera mit 3 Blüten:

Blüte 1: am 6. 6. \times Musc., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 2: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 3: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. geringe Schwellung.

B. Eine Muscifera mit 4 Blüten:

Blüte 1: am 6. 6. \times Musc., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 2: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.

„ 3: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.

„ 4: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.

C. Eine Muscifera mit 4 Blüten:

Blüte 1: am 6. 6. \times Musc., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 2: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 3: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 4: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

D. Eine Muscifera mit 4 Blüten:

- Blüte 1: am 6. 6. \times Musc., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. große Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. große Embryonen.
„ 3: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. große Embryonen.
„ 4: „ 6. 6. \times Musc. + Riv., 22. 6. keine Schwellung.

III. Muscifera zuerst mit O. Rivini, später mit Muscifera belegt.

A. Eine Muscifera mit 4 Blüten (2 Tage später mit Musc.):

- Blüte 1: am 6. 6. \times Riv., 22. 6. geringe Schwellung.
„ 2: „ 6. 6. \times Riv., 22. 6. mäßige Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.
„ 3: „ 6. 6. \times Riv. + Musc. (8. 6.), 22. 6. mäß. Schw.,
26. 7. wenige große Embryonen.
„ 4: „ 6. 6. \times Riv. + Musc. (8. 6.), 22. 6. mäß. Schw.,
26. 7. wenige große Embryonen.

B. Eine Muscifera mit 4 Blüten (9 Tage später mit Musc.):

- Blüte 1: am 6. 6. \times Riv., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. \times Riv., 22. 6. mäßige Schwellung.
„ 3: „ 6. 6. \times Riv. + Musc. (15. 6.), 22. 6. starke Schw.,
26. 7. keine Embryonen.
„ 4: „ 6. 6. \times Riv. + Musc. (15. 6.), 22. 6. sehr geringe
Schwellung.

IV. Muscifera gleichzeitig mit Salvia pratensis und Muscifera belegt.

Eine Muscifera mit 5 Blüten:

- Blüte 1—5: am 10. 6. \times Salv. + Musc., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. sämtliche Kapseln mit zahlr. großen Embryonen.

V. Muscifera gleichzeitig mit Lotus corniculatus und Muscifera belegt.

Eine Muscifera mit 2 Blüten:

- Blüte 1—2: am 10. 6. \times Lot. + Musc., 22. 6. mäßige Schwellung,
26. 7. zwei Kapseln mit zahlr. großen Embryonen.

VI. Muscifera nur mit Lotus corniculatus belegt.

- 1 Blüte: am 11. 6. bestäubt, 22. 6. Labellum noch frisch, 26. 7.
völlig vertrocknet.

VII. *Muscifera* gleichzeitig mit *Anthyllis vulneraria* und *Muscifera* belegt.

Eine *Muscifera* mit 3 Blüten (und 2 unreifen „Kapseln“):

- Blüte 1: am 10. 6. \times Anth. + Musc., 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. zahlreiche grofse Embryonen.
„ 2: „ 10. 6. \times Anth. + Musc., 22. 6. geringe Schwellung.
„ 3: „ 10. 6. \times Anth. + Musc., 22. 6. mäfsige Schwellung.
(„Kapseln“: am 26. 7. zahlreiche grofse Embryonen.)

VIII. *Muscifera* nur mit *Anthyllis vulneraria* belegt.

Eine *Muscifera* mit 3 Blüten:

- Blüte 1—3: am 11. 6. bestäubt, 22. 6. Blüte 1 und 3 noch nicht, bei 2 das Labellum vertrocknet, keine Schwellung,
26. 7. sämtlich vertrocknet, Fruchtknoten desgl.

IX. *Muscifera* gleichzeitig mit *Onobrychis sativa* und *Muscifera* belegt.

Eine *Muscifera* mit 5 Blüten (Bestäubung am 10. 6.):

- Blüte 1: nur diese am 22. 6. angeschwollen, am 10. 8. mit reifer Kapsel und zahlreichen grofsen Embryonen.

Die Versuche ergeben¹⁾, dafs bei *Muscifera* wie bei *Aranifera* durch den Pollen anderer (an ihren Standorten vorkommender) Orchideennarten zwar Schwellung der Fruchtknoten, aber keine Embryobildung (wenigstens keine normale) erzeugt wird, während phanerogame Arten desselben Standortes (*Lotus*, *Anthyllis*) keine Schwellung, aber auch keine bemerkbare Schädigung veranlassen, da die Blüten noch lange Zeit frisch bleiben. (Versuch VI u. VIII, 1904.)

Wurde *Muscifera* (II A—D) gleichzeitig mit *Muscifera* und *Orchis Rivini* belegt, so bildeten von 11 Blüten 6 zahlreiche gut entwickelte Embryonen, 2 Blüten gar keine und 3 Blüten zum grofsen Teile schlechte Embryonen.

Wurde *Muscifera* (III A) zuerst mit *O. Rivini* und zwei Tage danach mit *Muscifera* belegt, so wurden wenige grofse Embryonen erzielt; geschah die Nachbestäubung mit *Muscifera* 9 Tage später, (III B), so trat gar keine Embryonenbildung mehr ein.

Bei gleichzeitiger Befruchtung von *Muscifera* mit *Salvia* und *Muscifera* (IV) erzeugten sämtliche Blüten Kapseln mit zahlreichen wohlentwickelten Embryonen; bei gleichzeitiger Belegung mit Mus-

1) Natürliche Bastardbildung zwischen *Ophrys* und anderen Orchideengattungen scheint nicht vorzukommen, wenigstens fand ich bei Focke (l. c.) und Schulze (l. c.) nichts darüber.

cifera und Anthyllis (VII) erzeugte von 3 Blüten nur eine zahlreiche gute Embryonen, die anderen gingen zugrunde; bei gleichzeitiger Belegung mit Muscifera und Onobrychis (IX) brachte von 5 Blüten nur eine zahlreiche, gut ausgebildete Embryonen hervor.

Strasburger kam auf Grund zahlreicher Versuche zu dem Schlusse, daß Schutzeinrichtungen der Blüten gegen fremden Pollen überflüssig seien; „selbst da, wo der fremde Pollen seine Schläuche in den Griffel und Fruchtknoten der fremden Pflanze treiben kann¹⁾, wachsen die eigenen Pollenschläuche unbehindert zwischen den fremden abwärts und gelangen zu normaler Funktion“ (l. c. pag. 81).

Die geringe Anzahl meiner Versuche erlaubt zwar keine gültigen Schlüsse, aber vielleicht die Annahme, daß eine ungünstige Beeinflussung der eigenen Pollenmassen nach vorheriger Belegung der Narbe mit fremdem Pollen nicht ausgeschlossen ist. Bei der großen Pollinienverschleuderung, welche Ophrys (vermutlich gerade durch den adäquaten Bestäuber) zu erleiden hat und dem äußerst geringen Fruchtansatz dieser Pflanzen, der wahrscheinlich nur durch die hohe Zahl der Samen in einer Kapsel und die Fähigkeit zu vegetativer Erhaltung einigermaßen ausgeglichen wird, blieb es dennoch von Interesse, die Wirkung der Blütenform auf die Bienen experimentell zu prüfen. Bei einer bestimmt abschreckenden Wirkung auf diese Tiere würde es nicht bedeutungslos und wohl auch nicht erfolglos sein, nach dem Nutzen der Erscheinung zu suchen.

4. Das Verhalten der Honigbienen und Hummeln beim Blütenbesuche.

Es wird jedem, der einmal seine Aufmerksamkeit dem Leben und Treiben der Bienen oder Hummeln an den Blüten geschenkt hat, bekannt sein, daß die Tiere beim Anfluge auf eine Blüte stets abschwanken, wenn die Blüte bereits von irgend einem anderen Insekt oder einem Vertreter derselben Art besetzt ist. Seltener habe ich beobachtet, daß eine Biene die andere verjagt, wenn die eine bereits festen Fuß gefaßt hatte; häufig fliegen dann beide ab.

Dieses Abschwanken findet nicht nur statt, wenn es sich um Blüten handelt wie die von Symphytum oder um andere Röhren- oder um Labiaten-Blüten, die eben nur von einem Tiere zu einer Zeit besucht werden können. Ganz dieselbe Beobachtung kann man viel-

1) Ich sah die Pollen von O. Rivini auf den Narben der Muscifera (medianen Längsschnitte) 24 Stunden nach der Bestäubung teilweise in der Keimung begriffen, nach 48 Stunden wenige Schläuche im „Griffelkanal“ und 5 Tage nach der Bestäubung noch nicht im Fruchtknoten.

direkt in die Blüte hineinfliegen. Kamen sie von den Blütenblättern herabgekrochen oder -geflogen oder kamen sie im Fluge so heran, daß ihnen der fremden Gegenstand leicht entgehen konnte, so ließen sie sich ruhig auf der Blüten nieder.

Auf einer weisrosa blühenden *Paeonia arborea* wurden in derselben Weise, wie vorher die Insekten, die dunkelfarbenen Blüten von *Cynoglossum officinale* befestigt. Die Wirkung war dieselbe. Den gleichen Erfolg hatten auch in derselben Art angebrachte Fragmente aus den Blättern der *Paeonia*, deren Substanz an sich die Bienen nicht abschreckt, und die so an der Nadel befestigt waren, daß die Köpfe derselben unsichtbar blieben. Waren die verwendeten *Cynoglossum*-Blüten mit einem Tropfen Honig versehen, so änderte sich die Wirkung nicht.

Ich ziehe aus diesen Beobachtungen den Schluss daß alle heterogenen und auffälligen, nicht zur Blüte gehörigen Gegenstände als Fremdkörper auf das Auge¹⁾ der anfliegenden Bienen und Hummeln wirken und deshalb das Abschwanken veranlassen. Diese Beobachtungen beziehen sich auf die Honigbiene und die im hiesigen Garten häufigen Hummelarten (*B. terrester*, *hortorum*, *lapidarius*, *agrorum*, *hypnorum*, meist die sog. Arbeiter).

5. Die Wirkung der Aranifera- und Muscifera-Blüten auf Bienen und Hummeln.

Bei den jetzt zu schildernden Versuchen wurde in derselben Weise mit aufgesteckten Ophrysblüten verfahren wie vorher mit anderen Blüten und mit Insekten.

Ein wichtiges Ergebnis schicke ich voraus, daß es sich nämlich nicht um Geruchsqualitäten der Ophrysblüten handelt. Wenn Aranifera- oder Muscifera-Blüten auf anderen Blumen oder Inflorescenzen, die von Bienen besucht wurden, steckten, so bewegten sich häufig die ankriechenden Tiere in unmittelbarer Nähe derselben oder auch über sie hinweg, ohne im geringsten Notiz von ihnen zu nehmen. Es geht daraus hervor, daß ein übrigens auch für die menschliche Nase nicht oder nur bei größeren Massen (von Muscifera) eben bemerkbarer, in diesem Falle schwach aromatischer Geruch für das sogleich zu beschreibende Benehmen der Insekten bedeutungslos ist.

Aranifera und Muscifera auf *Paeonia*. Die Blüten der Ophrysarten wurden so auf Nadeln gesteckt, daß der Kopf der letzteren im Gewebe des Gynostemium verschwand. Auf den Blumen

1) Über optische Orientierung der Bienen vgl. H. v. Buttel-Reepen, 1900.

unten anfliegen und dann Blüte um Blüte aussaugend an der Inflorescenz emporsteigen. An den grossen, rosa- und hellkarminfarbenen Köpfen des *Rhaponticum pulchrum* verhielten sie sich ähnlich, indem sie sich zunächst an den Randblüten niederliessen und von dort ihre Tätigkeit begannen.

Wurde dieser Anflugsrand im halben Umkreise mit Musciferablättern oder ganzen Blüten in Zwischenräumen von 1—2 cm besteckt, so wurden die Köpfe von dieser Seite her nicht mehr befliegen, da die anfliegenden Insekten (*Honigbiene*, *Osmia* sp. und verschiedene Hummelarbeiter) dicht vor den fremden Blüten schwebend wieder abschwanken, trotz der verhältnismässig breiten Passagen zwischen diesen.

Bei anderen Köpfen derselben Pflanze wurde der Anflugsrand ebenso mit Musciferablüten besteckt, aus denen aber alle dunkelgefärbten Teile, also Labellum, innere fadenförmige Perigonblätter und auch Gynostemium, vollkommen entfernt und die so angeordnet waren, dass sie sich gegenseitig berührten. Diese Köpfe wirkten in keiner bemerkbaren Weise auf die Insekten, da sie sich fast stets ohne Zögern auf oder neben den grünen Rudimenten niedersetzten.

Dem Schauspiel der Vermeidung der mit Labellen besäumten *Rhaponticum*köpfe und der Ignorierung der grünen Blütenteile der *Ophrys*blüte habe ich anderhalb Stunden zugesehen ohne eine prinzipielle Abweichung zu bemerken. Der Versuch wurde am 20. Juni bei heller Sonne und gutem Fluge ausgeführt. Als am folgenden Tage die Labellen eingetrocknet und geschrumpft waren, übten sie keine deutliche Wirkung mehr aus.

Diesen und den folgenden Versuch konnte ich mit *Aranifera* nicht wiederholen, da genügendes, frisches Material um diese Zeit nicht mehr vorhanden war.

Muscifera auf *Bryonia*. Nachdem sich die abstossende Wirkung der dunklen Teile der *Ophrys*blüten ergeben hatte, habe ich jene Arten dieser Gattung, bei denen die Farbengegensätze in noch höherem Masse bestehen als in den grün und braunen resp. schwarz-roten *Aranifera*- und *Musciferablüten*, nämlich die aus Hell- bis Weissrot und Braun oder Schwarzrot zusammengesetzten Blüten von *Apifera*, *Fuciflora* oder *Bertolonii* nachzuahmen gesucht, indem ich die der grünen Aussenblätter beraubten *Musciferablüten* auf die weissen männlichen Blüten der *Bryonia dioeca* setzte. Die *Muscifera* wurde derart befestigt, dass das Labellum eines der fünf *Bryoniablütenblätter* völlig deckte und das Gynostemium gerade die Staubgefässe berührte. Der

einer anderen Art) bereits besetzt sind oder besetzt erscheinen.

Nur mit Hilfe dieses ganz allgemeinen, aus der Reaktionsart der Tiere gewonnenen Satzes, nicht aber durch die Annahme einer spezifischen Mimicry liesse sich gemäß der Brown'schen Idee das Ausbleiben jener Insekten auf den Ophrysblüten erklären. Wir würden damit zu folgender Deutung gelangen:

Die Blüten der *Ophrys apifera* werden von Honigbienen und Hummeln deshalb nicht befliegen, weil sie „den Anschein erwecken“, als ob hellrosafarbene Blüten von einem (hummelartigen) Insekte bereits besetzt seien.¹⁾

Die Blüten von *O. aranifera* und *muscifera* wirken auf jene Insekten wie kleine grüne Blüten, in denen sich ein größeres, spinnen-resp. schmetterlingsartiges Tier befindet, oder sie wirken wie von irgendwelchen Tieren besetzte, mit grünen Blättern versehene Stengel, also überhaupt nicht als „Blüten“.

Es läge also bei *Ophrys* eine Art Schutzmimicry der Blüten vor, welche zur Folge hätte, daß „unberufene“ Besucher, d. h. solche, welche den Blüten nicht nützen, sondern nur schaden könnten, fern gehalten würden. Wir müßten annehmen, daß Honigbienen oder Hummeln, wenn sie beim Suchen nach Nektar oder Pollen auf diese Pflanzen treffen, sich nicht auf die Blüten niederlassen, weil sie sie bereits besetzt „glauben“ oder weil sie überhaupt nichts Blütenartiges an diesen Pflanzen sehen. Es würde daraus auch vielleicht eine Beobachtung verständlich, die Darwin anführt und von der er sagt, daß er nicht erraten könne, was sie bedeute. Er zitiert einen Satz von Smith: „Mr. Price hat häufig Angriffe auf die Bienen-Orchis von einer Biene beobachtet, ähnlich denen der bärtigen *Apis muscorum*“ (1877 b., pag. 48). Da es bei Bienen gelegentlich vorkommt, daß sie sich gegenseitig von den Blüten verjagen, so wäre es ja nicht völlig unmöglich, daß jene Tiere das Labellum der *Apifera* für Artgenossen ansahen, welche ihnen den Zugang zu den Blüten versperrten, oder es handelte sich um männliche Tiere, welche nach den Weibchen fahndeten und die Labellen für Weibchen „hielten“; wenigstens gibt es verschiedene Apidenmännchen, die in dieser aggressiven Weise sich der Weibchen zu bemächtigen suchen.

1) Ähnlich würde sich *O. Bertolonii* mit seinen hellkarminfarbenen Sepala und *muscifera*-artigem Labellum verhalten.

Anders möchte ich den im ersten Abschnitte erwähnten Apiden-, besuch auf einer Apiferablüte erklären. Es scheint mir in diesem Falle nach der Art des Anfluges und des Benehmens wahrscheinlicher, daß die Glanzflecke des Labellums, die bei heller Besonnung weit sichtbar sind und auf der photographischen Platte bei ganz geringer Abbildungsgröße der Blüte (ca. 1 mm) sehr scharf zur Abhebung gelangen, das Insekt angelockt haben. Vielleicht ist auch die unter Umständen stark reflektierende Narbe die Veranlassung gewesen.

6. Die Blütenstetigkeit der Apiden als Einwand gegen die „Schutzmimicry“ der Ophrysblüte.

Mehr als die theoretische Möglichkeit einer Schutzmimicry der Ophrysblüte gegen unberufene Gäste kann man aus den mitgeteilten Beobachtungen und Versuchen nicht entnehmen, und völlig fern liegt es mir einen Züchtungsprozess zu postulieren, wo es sich ebensogut nur um einen accidentellen Erfolg morphologischer Besonderheiten handeln könnte. Was ich zu zeigen vermochte war nur, daß der Brown'sche Gedanke, entsprechend formuliert, einer genaueren experimentellen Prüfung wert ist, und vielleicht ist es gelungen der Fragestellung eine brauchbare Form zu geben, eine Form, in der sie in allgemeinerem Sinne verwendbar wird, für andere Fälle einen Dienst leisten kann.

In diesem Abschnitte nun möchte ich mich noch mit einem Einwande gegen die Möglichkeit einer Blütenschutzmimicry beschäftigen, der auf Grund einer bestimmten Eigenart der in Betracht kommenden Insekten erhoben werden könnte.

Es gibt bekanntlich einige Bienenarten, die völlig oder fast vollkommen blütenstet sind, d. h. überhaupt nur eine oder wenigstens nur sehr wenige Pflanzenarten besuchen. Zu diesen gehört z. B. *Andrena florea*, welche nach Müller (1873, pag. 427) ausschließlich auf *Bryonia dioeca* sammeln soll. Zwar nicht diese absolute, aber eine temporäre Blütenstetigkeit kommt nach den Angaben verschiedener Untersucher auch der Honigbiene und den Hummeln (*Bombus*) zu. Was darunter zu verstehen sei, will ich durch die Worte Darwins deutlich machen, welcher sagt: „Alle Arten von Bienen und gewisse andere Insekten besuchen gewöhnlich die Blüten einer und derselben Spezies so lange sie können, ehe sie zu einer anderen Spezies fliegen“ (1877 a, pag. 400).¹⁾ Darwin gibt selbst

1) Wie Darwin angibt, war diese Erscheinung bezüglich der Honigbiene bereits dem Aristoteles bekannt.

verschiedene interessante Belege dafür. So beobachtete Bennet während mehrerer Stunden, daß Honigbienen viele Pflanzen von *Lamium album*, *purpureum* und *Nepeta glechoma* besuchten und daß jedes Exemplar nur auf einer dieser Arten sammelte; er vermochte diese Individuen auch an dem verschiedenfarbenen Pollen zu unterscheiden, der an ihrem Körper anhaftete (l. c. pag. 400). Ich beobachtete öfter ein Beet, auf dem *Reseda odorata* und *Lobelia erinus* nebeneinander und gemischt wuchsen, Stengel an Stengel und Blüte an Blüte; ich sah aber niemals eine *Reseda*-Biene auf *Lobelia*, niemals eine *Lobelia*-Biene auf *Reseda* gehen. Darwin selbst beobachtete Hummeln, die ausschließlich *Spiranthes autumnalis* beflogen und zwischen diesen wachsende andere weißblühende Pflanzen vermieden, ferner Honigbienen, die auf *Calluna vulgaris* sammelten und *Erica tetralix* zwar anflogen, aber dann sofort zu *Calluna* weitergingen, ferner solche, die *Oenothera* besuchten, ohne *Eschscholtzia* zu berücksichtigen.¹⁾ Über diesen Gegenstand sagt v. Buttel-Reepen, „daß die einzelne Biene auf ihren Ausflügen fast niemals zweierlei Arten von Blumen besucht, sondern sich stets an eine Art hält, also doch wohl die Farbe genau beobachtet. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man die Höschen der mit Pollen zurückkehrenden untersucht. Es wird sich dann stets einfarbiger Blütenstaub finden. Gemischtfarbigen fand ich erst einmal“ (1900, pag. 50; vgl. auch Knuth l. c. Bd. I pag. 174 Anm. und pag. 197).

Um diese eigenartige Gewohnheit der Tiere genauer kennen zu lernen, machte ich einige einfache Versuche. Einige Meter von einem Beete der *Gypsophila paniculata* entfernt standen einige Exemplare der *Asclepias syriaca*. Beide Pflanzen blühten reichlich und waren von Honigbienen gut besucht, besonders die letztere. Ein Blütenstand der *Gypsophila* wurde so vor einige der am besten besuchten Dolden der *Asclepias* gesteckt, daß die Tiere von der Anflugseite her nicht zu den Dolden gelangen konnten, ohne von den fremden (weißen) Blüten aufgehalten zu werden: keine Biene machte den Versuch an *Gypsophila* zu saugen; sie krochen hindurch, direkt auf die (schmutzigrosafarbenen) Blüten der *Asclepias* zu. Ich nahm jetzt eine Dolde der letztgenannten und hielt sie nacheinander einer Anzahl von Tieren vor, die auf *Gypsophila* (zusammen mit *Prosopis*) sogen: mit Ausnahme einer einzigen, welche einen Augenblick auf der Dolde verweilte, aber, so viel ich sah, nicht sog, ging keine an die

1) Diese und andere Beispiele 1877a, Kap. 11: Gewohnheiten der Insekten in bezug auf Kreuzbefruchtung.

handen ist, ausbeuten sah. Sie flogen von Kelch zu Kelch, von Pflanze zu Pflanze, gingen aber niemals an die Blüten, vermieden sie sogar, obwohl ihnen der Nektar derselben zugänglich ist und sie und einige Hummeln zu den normalen Besuchern der Blüten gehören.

Wäre die Blütenstetigkeit der Honigbiene (und der Hummeln) derartig streng, wie es nach den mitgeteilten Beobachtungen der Fall zu sein scheint, so wäre die Aussicht, daß diese Insekten auch auf *Ophrys* übergingen, sehr gering, da ihnen fast stets zahlreiche leicht zugängliche andere Blüten mit Nektar oder verwertbaren Pollen zur Verfügung stehen. Man könnte so das Ausbleiben dieser Tiere auf *Ophrys* aus der Blütenstetigkeit erklären.

Aber die Blütenstetigkeit ist nicht so ausgeprägt, daß man diesen Einwand als zwingend gelten lassen müßte.

Schon Darwin gibt an, daß Hummeln von der roten zu der weißen Form des *Dictamnus fraxinella* übergehen; dasselbe sah er bei verschiedenfarbigen Varietäten von *Delphinium consolida*, *Primula veris*, *Viola tricolor*, *Papaver*; Bienen gingen auch auf verschiedene Spezies der letztgenannten Gattung. H. Müller sah, nach Darwin, Bienen von *Ranunculus bulbosus* auf *arvensis* (beide gelb), von *Trifolium fragiferum* (fleischrot) auf *T. repens* (weißlich), von blauen Hyazinthen auf blaue Veilchen gehen (Darwin 1877a, pag. 400). Herr Entomologe H. Friese teilte mir mit, daß er Hummeln beobachtet habe, welche auf einer Wiese von *Ophrys* auf *Geum rivale* überflogen, auf dem sie saugende, regelrechte Bestäuber sind.

Im hiesigen botanischen Garten sah ich Honigbienen und Hummeln (*B. terrestris* ♂ und *hypnorum* ♀ und ♀) häufig zwischen den nahe bei einander stehenden rot- und schwarzblühenden Stöcken der *Althaea rosea* übergehen, Hummeln auch von den letzteren zu *Althaea officinalis* und *Anoda triloba* und umgekehrt. Wurde eine rote Blüte zwischen die schwarzen (und umgekehrt) gesteckt, so machten die Tiere keinen Unterschied und sammelten auch auf der fremden Blüte wie auf den anderen. Ein Arbeiter von *B. lapidarius* ging von *Anoda* auf *Leontodon autumnale*, Honigbienen wechselten zwischen *Rudbeckia laciniata* und *Actinomeris tetraptera* DC., erstere mit mehr als doppelt so großen Blüten als die letztere, dunkel zitronengelben Strahlen und hohem grünem Scheibenkegel, die andere mit hell mattgelben Strahlen und ebenso gefärbter flacher Scheibe. *Bombus hypnorum* ♀ sah ich auf *Echinacea angustifolia* mit rosafarbenem Strahl und braunroter Scheibe saugen und

großes Weibchen von *Bombus terrestris*, sog zuerst auf *Deutzia*, dann auf *Crataegus*, dann wieder auf der ersteren. — Zwei weitere auf die *Crataegus*dolden auffliegende Bienen sogen auf diesen in mehreren Blüten; die eine flog dann davon, die andere ging auf *Deutzia* über. — Ein anderes Exemplar kam von einer *Deutzia*rispe, ging auf *Crataegus* und sog aus zahlreichen Blüten, indem sie die angrenzenden *Deutzia*blüten vermied. Darauf flog sie suchend umher und ging an die zweite *Crataegus*dolde, hier wieder aus vielen Blüten saugend, darauf an eine *Deutzia*rispe, flüchtig an zwei Blüten saugend. Nun flog sie wiederum suchend durch den Strauch, sämtliche *Deutzia*rispen vermeidend, und fand die dritte *Crataegus*dolde, auf der sie wiederum einige Zeit verweilte, um aus mehreren Blüten zu saugen. Und hier flog sie dann endgültig fort. — Ein weiteres Exemplar der Honigbiene kam von *Deutzia* und flog auf *Crataegus*; nachdem es an einigen Blüten gesogen hatte, kroch es auf *Deutzia* zurück. — Ein anderes Exemplar kroch von *Deutzia* aus zögernd über *Crataegus* und ohne zu saugen wieder zu einer *Deutzia*rispe hinüber. — Von der Mehrzahl der Bienen wurden die fremden Blüten jedoch wie in den früher mitgeteilten Versuchen deutlich vermieden.

In den Alpen beobachtete Müller mehrfach Hummeln, welche von einer Blüte zu der einer anderen Pflanze überflogen, um dort zu saugen. *Bombus terrestris* ♀ versuchte vergeblich *Pedicularis verticillata* anzubohren; nachdem sie einige Blüten versucht hatte, ging sie auf *Trifolium nivale* oder *Lotus* (1881, pag. 298). Mehrere Männchen von *B. pratorum* sogen abwechselnd auf *Calamintha alpina* und *Thymus serpyllum* (l. c. pag. 321); *B. mastrucatus* ♀ ging von *Gentiana verna*, die sie angebohrt hatte, zu *Anthyllis* (l. c. pag. 341).

Die Blütenstetigkeit der Honigbiene, weniger der Hummeln, ist zwar — günstige Verhältnisse im Stocke und in der Vegetation vorausgesetzt — verhältnismäßig scharf ausgeprägt, aber nur eine temporäre, der Nektarproduktion (resp. Pollenproduktion) entsprechende. Es bleibt deshalb unerklärt, warum niemals Honigbienen und Hummeln Nahrung suchend an *Ophrys*blüten bemerkt worden sind, obwohl sie zahllose andere Blüten und Knospen daraufhin untersuchen.¹⁾

1) Die Findigkeit der Honigbiene ist außerordentlich; ich sah sie in diesem Jahre (1904) zu Hunderten tagelang die zahllos am Boden und im Grase, selbst die auf der Straße liegenden Blüten der *Sophora japonica* ausbeuten. Auch sonst nehmen sie oft abgefallene Blüten an.

Das braune, graubraune oder olivenbraune zottige Labellum der *Aranifera* trägt an der Basis ein ähnlich gefärbtes, glattes und stark metallisch glänzendes Feld, das beiderseits der Mediane in zwei lange Zipfel ausläuft; in der Fig. 1 *A* erscheint es als eine U-förmige Figur. Der Glanz dieser Fläche ist weithin bemerkbar und auf Photographien zeigen Blüten in einer Bildgröße von etwa 1 mm noch



A

B

Fig. 1. Blüte der *Ophrys aranifera*, etwas vergrößert. *A* von vorn und oben, *B* Seitenansicht.

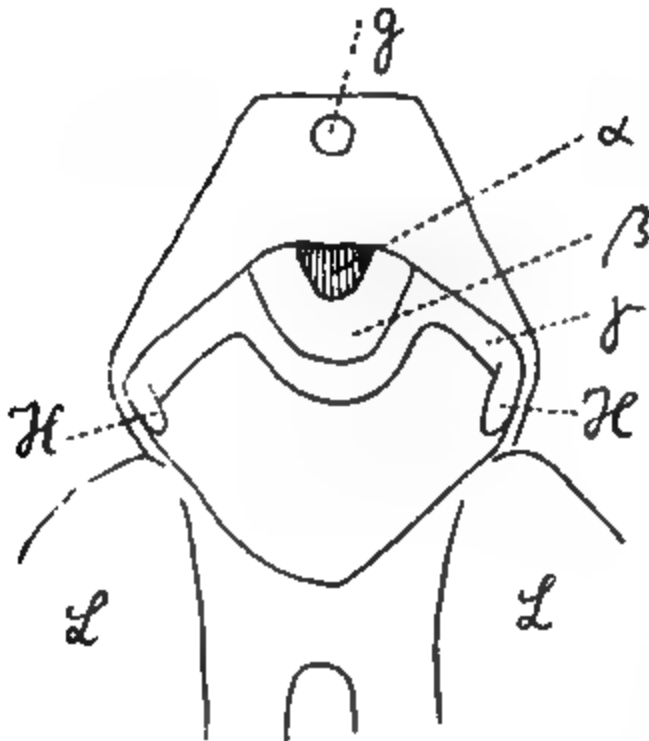


Fig. 2. *Aranifera*. Das Gynostemium in der Höhe der Labellumfläche horizontal weggeschnitten. *g* Gefäßbündel, α — γ Glanzflächen, *H* Glanzhöcker, *L* Labellum.

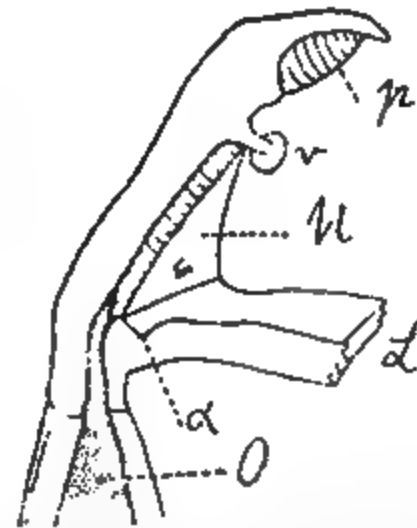
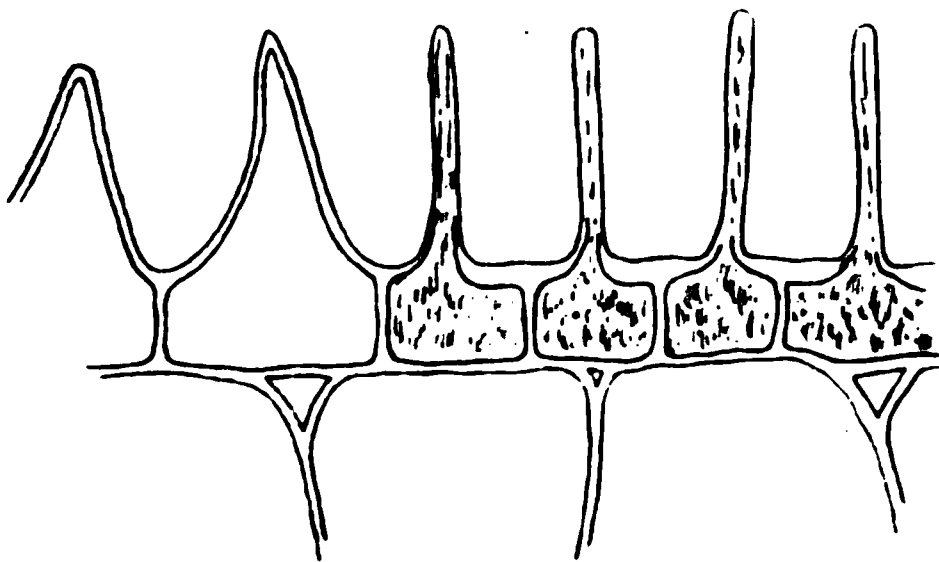


Fig. 3. *Aranifera*. Gynostemium, Labellumbasis und oberer Teil des Fruchtknotens im medianen Längsschnitt. *p* Pollinium, *r* Rostellum, *N* Narbe, *L* Labellum, α = Fig. 2 α , *O* Ovarium.

sehr scharf und deutlich diese Zeichnung. Die Figur 4 gibt einen Querschnitt durch diese Glanzfläche senkrecht zur Längsachse des Labellums; links stößt die zöttig-papillöse Fläche an. Man erkennt auf solchen Schnitten, daß der Glanz durch eine stark entwickelte Cuticula erzeugt wird. Die Zellen sind mit Farbstoff erfüllt und

setzen sich in ein dünnwandiges gerades Haar fort. Die gelbliche Cuticula umfaßt etwa ein Drittel der Aussenmembran. Ausser den soeben beschriebenen Glanzflächen finden sich noch andere vor der Narbe. Zwei kleine, nicht sehr auffallende Glanzhöckerchen stehen wie bei *Muscifera* rechts und links am Narbeneingange (Fig. 2 H). Schneidet man das Gynostemium in der Höhe der Labellumoberseite fort, um den Boden der Narbenkappe sehen zu können, so zeigt sich mitten vor der Narbe eine kleine Vertiefung (Fig. 2 und 3 α). Dieses flache Grübchen ist grün, mit braunen Punkten besetzt und glänzend, die Zellen sind papillös. Davor liegt eine ebenfalls glänzende und papillöse, aber rein grüne Zone (Fig. 2 β), und vor dieser wiederum eine solche, aber braune Zone (Fig. 2 γ), welche seitlich bis zu den Glanzhöckern herumläuft.



Fi. 4. Aranifera. Querschnitt durch die Glanzfläche des Labellums, mit dünnen, zartwandigen Haaren besetzt. Links stößt die zottige Fläche an.

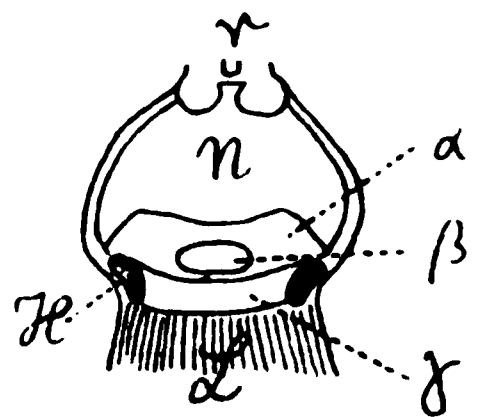


Fig. 5. *O. Bertolonii*. Bezeichnungen wie vorher.

Bei *Muscifera* wird der große weißlichblaue Labellumfleck von denselben Zellen gebildet wie bei *Aranifera* die Glanzfläche des Labellums (Fig. 4). Auch bei *Muscifera* ist der Boden der Narbenhöhle, der von der Basis des Labellums gebildet wird, glänzend und schwach papillös. Die Müller'schen Scheinnektarien bestehen aus sehr schwach papillösen Zellen, deren Glanz durch eine glatte Cuticularschicht hervorgerufen wird.

Das Labellum der *O. Bertolonii* hat eine ähnliche Färbung wie das von *Muscifera* und ebenfalls zwei dunkle Augenflecke (Fig. 5). Beide sind verbunden durch einen glänzenden Streifen (γ). Die Fläche zwischen dem Rande der dunklen Labellumfärbung und der Narbe (α) ist ebenfalls glänzend und von dunkelroten und weißlichen Papillen besetzt. Inmitten dieser Zone liegt ein querovaler Fleck (β) von weißgrüner Farbe, gleichfalls glänzend und papillös.

Wenn es sich bei den beschriebenen Glanzflächen in der Tat um Scheinnektarien handeln sollte, so würde das Vorhandensein derselben am Boden der Narbenhöhle die Fliegen veranlassen, ihren Kopf dem Rostellum sehr zu nähern und die Möglichkeit einer Ankittung von Pollinien erleichtern.

Ob die für die Gattung *Ophrys* charakteristische Trennung der Pollinienfüsse und die Ausbildung eines „doppelten Rostellums“ in Zusammenhang steht mit der seitlichen Lage der Scheinnektarien beiderseits am Eingange in die Narbenhöhle, läßt sich ohne die Kenntnis der Bestäuber und ihres Benehmens auf der Blüte nicht feststellen. Da aber für den Fall, daß Fliegen die Bestäuber sind, bei der Auslösung und dem Transporte der Pollinien dem Zufall viel Raum gegeben wäre, so wäre es nicht ohne Nutzen, daß die Pollinien einzeln angekittet werden können. Dafür wäre die seitliche Lage der Scheinnektarien nicht bedeutungslos.

8. Über die Bedeutung der „Mohrenblüten“ bei *Daucus carota*.

An den weißlichen Dolden der gewöhnlichen wilden Möhre (*Daucus carota*) findet man häufig die Centralblüte des Mitteldöldchens oder mehrere, seltener alle Blüten derselben dunkelpurpurn bis schwarzrot gefärbt. Man hat diese durch ihre dunkle Färbung auffallenden Blüten „Mohrenblüten“ genannt. Sie unterscheiden sich jedoch nicht allein in dieser Eigenschaft von den übrigen Blüten der Dolde, sondern außerdem dadurch, daß ihre Blütenblätter etwas dicker sind und daß sie viel länger frisch bleiben als die übrigen Blüten, ja oft noch vorhanden sind, wenn die Dolde bereits Früchte gebildet hat.¹⁾ Nach Kronfeld (l. c.) sind die Mohrenblüten fruchtbar und wahrscheinlich kleistogam.

Über die Bedeutung dieser Gebilde sind zwei ganz abweichende Ansichten ausgesprochen worden; Kronfeld (l. c.) nimmt z. B. an, daß die Mohrenblüten „vererbte Gallenbildungen“ seien, andere halten sie für eine Anpassung. In diesem letzteren Sinne äußert sich Hansgirg (1893 pag. 262 f. und 1903 pag. 274 f.), welcher meint, daß die dunkle Farbe Aasfliegen herbeilocke, welche zu ihrer Bestäubung Veranlassung gäben. Hansgirg spricht auch von einem „widerlichen“ Geruche der Mohrenblüten, wovon aber in unseren Gegenden nichts zu bemerken ist. Er gibt ferner an, „daß in Böhmen

1) Im Gefäßbündelverlauf und im Gehalte an Zucker (Stärke fehlt) unterscheiden sich die weißen und roten Blütenblätter nicht.

die blutroten Blüten von *Daucus carota* meist von Aasfliegen und anderen Dipteren, dann von Ameisen und anderen Hymenopteren und von verschiedenen, Fäulnisstoffe (faulendes Fleisch) liebenden Insekten besucht werden, welche die Befruchtung dieser Blüten vermitteln“ (1903, pag. 275).

In der Schweiz hat Herr Professor Stahl vor einigen Jahren die Beobachtung gemacht, daß Alpenziegen, denen abwechselnd rein weiße Dolden, aus denen die Mohrenblüte entfernt worden war, und mit Mohrenblüte versehene Möhrendolden vorgehalten worden, die ersteren aus der Hand fraßen, die anderen aber häufig verschmähten. Die Versuche wurden hier in Jena mit Stallziegen, einem gefangen gehaltenen Hirsch und Rehbocke wiederholt, aber ohne Erfolg; die Pflanzen wurden ohne weiteres gefressen.

Die lange, oft bis zur Fruchtbildung anhaltende Frische der Mohrenblüten und ihre die Fläche der etwas konkaven Dolde häufig ein wenig überragende Stellung liefs die Vermutung aufkommen, daß die Mohrenblüten die gern gefressene Pflanze „durch Nachahmung eines stechenden Insektes“ vor den Angriffen der größeren Pflanzenfresser (Weidetiere) schützten. Leider fand sich kein geeignetes Tiermaterial, um diese Frage weiter zu verfolgen. Vielleicht aber bietet sich einem Leser die Gelegenheit, mit den an das Freileben gewöhnten und auf ihre gesunden Sinne angewiesenen Rindern und Ziegen der Alpen die Versuche zu wiederholen. Es sei daran erinnert, daß eine Antilope aus Celebes, die im zoologischen Garten zu Batavia gehalten wurde, sich zum Angriffe wandte, wenn man ihr die schlangenartig gezeichneten Blattstiele des *Amorphophallus variabilis* vorhielt (Stahl, l. c. pag. 145 f.).

Über die Häufigkeit der Mohrenblüten tragenden Dolden sei nach den Gößnitz'schen Zählungen das Folgende angegeben.

Juli 1903:

- | | | | |
|----------|------------|----------------------|------|
| 1. Unter | 568 Dolden | 299 mit Mohrenblüte, | 53 % |
| 2. „ | 1432 „ | 495 „ „ | 34 % |

Juli 1904:

- | | | | |
|----------|------------|---------------------|------|
| 1. Unter | 171 Dolden | 56 mit Mohrenblüte, | 33 % |
| 2. „ | 1028 „ | 240 „ „ | 23 % |
| 3. „ | 452 „ | 207 „ „ | 46 % |
| 4. „ | 1045 „ | 288 „ „ | 27 % |

Jena, Botanisches Institut, Nov. 1904.

Literatur.

- Andreae, E.**, Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Inaug.-Diss. Jena 1903.
- Brown, R.**, On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Trans. of the Linn. Soc. of London Vol. XVI. 1833.
- Buttel-Reepen, H. v.** (1900), Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig 1900 (Biolog. Centralbl. 20, 1900).
- (1903): Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen. Leipzig.
- Darwin (1877a)**, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übersetzt von Carus, Stuttgart.
- (1877b), Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übersetzt von Carus, Stuttgart.
- Focke, W. O.**, Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881.
- Forel, A.**, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1901.
- Giltay, E.**, Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 40. 1904.
- Hildebrand, F.** (1863), Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollen. Bot. Ztg. 21.
- (1865), Bastardierungsversuche an Orchideen. Bot. Ztg. 23.
- (1902), Über Ähnlichkeiten im Pflanzenreich. Eine morphologisch-biologische Betrachtung. Leipzig.
- Knuth, P.**, Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898.
- Kronfeld**, Über Anthokyanblüten von *Daucus carota*. Bot. Centralbl. 49, 1892. (Dasselbe Bot. Jahresber. 1892, I.)
- Lubbock, J.**, Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Leipzig 1883 (Intern. wiss. Bibl.).
- Müller, H.** (1873), Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig.
- (1878), Die Insekten als unbewusste Blumenzüchter. Kosmos II Bd. 3.
- (1881), Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig.
- Schulze, Max**, Die Orchideen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. Gera-Untermhaus 1894.
- Stahl, E.**, Über bunte Laubblätter. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg Vol. XIII, 2. Leiden 1896.
- Strasburger, E.**, Über fremdartige Bestäubung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 17, 1886.

lagern kann. So liefert Fluornatrium oder Fluorammonium Trübung und Gerinnsel mit Hefepresssaft,¹⁾ und wenn man Fluornatrium (0,3 %) zu frisch gelassenem Blut setzt, so wird nicht nur die charakteristische Blutgerinnung verhindert,²⁾ sondern es setzt sich über der Blutkörperchenschichte im Serum ein Niederschlag ab. Es kann sich also Fluornatrium auch mit gewissen, ohne Zweifel proteinartigen Substanzen fest verbinden. Findet ein solcher Vorgang im lebenden Protoplasma statt, so folgt, ähnlich wie bei Alkaloiden, eine Störung, die zum Tode führt. Möglicherweise verbinden sich die aktiven, labilen Eiweißkörper noch leichter als die gewöhnlichen, passiven, mit Fluornatrium. Ovalbumin gibt mit Fluornatrium keinen Niederschlag.

Verhalten von niederen Pilzen zu Fluornatrium.

Da niedere Pilze des Kalks nicht bedürfen, so war vorauszu-
sehen, daß Fluornatrium hier eine schwächere Giftwirkung ausüben würde, als auf höhere kalkbedürftige Organismen, denn für letztere zeigt sich auch das kalkfällende Kaliumoxalat giftig, für erstere aber nicht. Fluornatrium hemmt zwar bei 0,1 % das Wachstum von Hefe und mancher Bakterien, aber wie ich bei *B. pyocyaneus*, *B. mycoides*, *B. subtilis* und *B. prodigiosus* beobachtete, wird das Wachstum in Bouillon selbst bei Zusatz von 1 % nicht völlig aufgehoben. Ein Zusatz von 2 % tötet verschiedene Bakterien aber innerhalb 6 Tagen (Tappeiner). Die Beobachtung von Arthus und Huber³⁾, daß eine 1proz. Lösung von NaFl auf alle Zellen tödlich wirke, bedarf daher einer Einschränkung⁴⁾.

Auf Mycelpilze wirkt Fluornatrium schädlicher als auf Bakterien, denn bei 0,1 % in Bouillon ist nur eine sehr kümmerliche Vegetation möglich, während andererseits bei 0,005 % eine stimulierende Wirkung eintritt (Ono).

Verhalten von Phanerogamen gegen Fluornatrium.

Auf die Keimfähigkeit der Samen wirkt eine 0,1 bis 0,05proz. Lösung von Fluornatrium in 1—2 Tagen schädigend ein, wenn die

1) E. Buchner, Zymasegährung. Die Zymasewirkung wird durch Zusatz von 1,1—2,2 % Fluorammonium vernichtet; die Zymase ist also gegen Fluoride weit empfindlicher als die meisten anderen Enzyme, was auch im Verhalten gegen Dicyan zutrifft.

2) Toyonaga, Bulletin, College of Agriculture, Tokyo, Bd. VI, No. 4.

3) Arch. de Physiol. 24, 651; Jahresb. f. Tierchem. 23, 640.

4) Die Fäulnisbakterien scheinen vom Fluornatrium mehr beeinflusst zu werden als andere, indessen wird bei 0,1 % in Pepton-Bouillon ihre Entwicklung nicht verhindert; unter Umständen werden aber die Fäulnisvorgänge verlangsamt.

Samenschale nicht zu dick ist. Schon bei 0,01 % ist das fernere Wachstum von Erbsenkeimpflanzen fast ganz aufgehoben, während es zu 0,0001 bis 0,001 % zu voller Nährlösung zugesetzt, stimulierend auf das Wachstum junger Pflanzen wirkt¹⁾. Man sollte hier voraussetzen, daß die geringe Menge Fluornatrium durch den Kalkgehalt der Nährlösung vollständig in das so schwerlösliche Fluorcalcium umgewandelt worden wäre, und daß diese Verbindung, vielleicht in erhöhtem Maße durch die Nährsalze löslich geworden, es ist, welche die stimulierende Wirkung hervorgebracht hat.

Was im Boden stehende Pflanzen betrifft, so werden sie dann selbst durch relativ große Dosen Fluornatrium nicht getötet, wenn der Boden solche Kalksalze enthält, die sich rasch mit Fluornatrium umsetzen können, widrigenfalls kann eine Wurzelschädigung eintreten, bevor die Fluorcalciumbildung erfolgt ist. Daß Fluorcalcium sogar in dem feinverteilten Zustande, in dem es durch Fällung von Chlorcalcium durch Fluornatrium erhalten wird²⁾, den Pflanzen nicht im geringsten schadet, haben mir Versuche mit jungen Zwiebelpflanzen gezeigt, welche wochenlang gesund blieben, als sie in eine konzentrierte Suspension von wohl ausgewaschenem Fluorcalcium gesetzt wurden.

Eine in einem kalkreichen Boden stehende ausgewachsene Flachspflanze zeigte selbst nach vier Wochen keine Schädigung, als zu ihrem Topf, der 1½ Kilo Boden enthielt, 1 g Fluornatrium in sehr verdünnter Lösung gesetzt wurde. Von dem Kalkgehalt der Wurzeln hängt es ferner ab, wie rasch eine Pflanze getötet wird, wenn sie aus dem Boden in eine 0,1proz. Lösung von Fluornatrium versetzt wird. Eine 60 cm hohe Buchweizenpflanze war unter solchen Umständen noch nach 8 Tagen im oberen Teil gesund, nur die unteren Blätter waren abgestorben.

Verhalten von Algen gegen Fluornatrium.

Da die höherstehenden Algen kalkbedürftig sind, die niederstehenden aber nicht,³⁾ und sich in Übereinstimmung damit neutrales Kaliumoxalat gegen jene als Gift erweist, gegen diese aber nicht,

1) Aso, Bulletin, College of Agriculture, Tokyo, V, No. 2 und Kanda Journ. College of Science, Tokyo, 19 (1903).

2) Es gleicht so erhalten dem Stärkekleister.

3) Molisch hat im Jahre 1895 gezeigt, daß *Ulothrix*, *Microthamnion*, *Stichococcus* und *Protophycus* des Kalks nicht bedürfen; um dieselbe Zeit beobachtete ich das auch bei einer *Palmella*.

war es von Interesse die höheren und niederen Formen in ihrem Verhalten auch zum kalkfällenden Fluornatrium zu vergleichen.

Wenn Fäden von *Spirogyra communis* in eine 1proz. Lösung von Fluornatrium gebracht werden, ziehen die Chlorophyllschrauben schon nach 15 Minuten ihre Lappen ein und der Kern kontrahiert sich. Einige Fäden von *Spirogyra nitida* wurden in je 50 ccm Lösung von 1proz. Fluornatrium und 1proz. neutralem Oxalat eingelegt. Nach einer Stunde bot sich in beiden Fällen genau das gleiche Bild dar: der Zellkern war in allen Zellen außerordentlich stark kontrahiert und die lappigen Konturen der Chlorophyllbänder eingezogen; bald darauf erfolgte auch der Verlust der Schraubenlage der letzteren unter Verquellung. Das Cytoplasma verlor den Turgor im Oxalat nach 2 $\frac{1}{2}$ Stunden, im Fluorid etwas später.

Mesocarpus und Diatomeen verhalten sich der *Spirogyra* ähnlich. Eine 1proz. Lösung von Fluornatrium tötet Diatomeen fast momentan; eine 0,01proz. Lösung tötet sie in zwei Tagen.

Ulothrix verhielt sich dagegen anders. In einer 1proz. Lösung von Fluornatrium war sie nach einer Stunde noch am Leben, *Palmella* selbst nach zwei Stunden. Als diese Organismen nach einer resp. zwei Stunden in kalkfreie sterilisierte Nährlösung¹⁾ übertragen wurden, ergab sich nach 10 Tagen eine beträchtliche Entwicklung. Zusatz von 0,5 % Dikaliumoxalat hinderte diese Entwicklung nicht, wohl aber von ebensoviel Fluornatrium. Dieses hemmt also wichtige Lebensfunktionen auch bei diesen Organismen, ohne dieselben aber sofort zu töten.

Die gleichen Beobachtungen wurden an *Scenedesmus quadricauda*²⁾ gemacht; auch dieser Organismus gedeiht in kalkfreier Lösung und wird durch 0,5proz. Lösungen von Dikaliumoxalat und Fluornatrium nicht getötet, selbst nicht in vier Tagen. — Auch *Oscillaria* scheint zu jener Gruppe der niederen Algen zu gehören, welche Kalk nicht benötigen. Als dem Kulturwasser 0,5proz. neutrales Kaliumoxalat zugesetzt wurde, konnten ihre Oscillationen selbst nach 20 Stunden noch beobachtet werden; später allerdings starben die Fäden ab, da sie gegen ungewohnte Einflüsse überhaupt sehr empfindlich sind, was das Arbeiten mit diesen Organismen erschwerte. In einer 0,5proz.

1) Diese Nährlösung enthielt je 0,1 pro mille Kaliumnitrat, Dikaliumphosphat, Magnesiumsulfat, Ammoniumsulfat und Spuren Ferriphosphat.

2) Die Familie der *Pleurococcaceae* besitzt bekanntlich lediglich Vermehrung durch Teilung. Diese Organismen vermehren sich weder durch Sporenbildung, noch in geschlechtlicher Weise.

Kulturwasser 0,5 % jenes Oxalats gesetzt wurde. Sie führte dabei stetig langsame Kontraktionen aus, ehe sie zu einer kleinen starren Kugel schrumpfte. Da die spezifische Wirkung der Oxalate in der Kalkfällung besteht, so kann wohl gefolgert werden, daß *Euglena*, welche in bezug auf ihre tierartigen Bewegungen wohl zu den höchsten Flagellaten gezählt werden kann, kalkbedürftig ist, die so tief stehende *Monas* aber nicht. Auch gegen Fluornatrium ist *Euglena* sehr empfindlich; in einer 0,5proz. Lösung dieses Salzes stirbt sie nach mehreren Kontraktionen in 10—12 Minuten ab.

Merkwürdig ist das Verhalten einer ziemlich tiefstehenden chlorophyllführenden Flagellate, welche in Tier- und Palmellaform vorkommt, nämlich einer Art von *Gonium*, welche auf *Gonium sociale* bis auf die Geißelzahl, 1 statt 2, stimmt¹⁾. Zwei Ösen einer Aufschwemmung der Reinkultur wurden in je 5 ccm einer 1proz. Lösung von neutralem Kaliumoxalat und in eine von 0,5 % Fluornatrium übertragen. Nach 20 Stunden zeigte sich ein grüner Ring an der Oberfläche der in einer Proberöhre befindlichen Oxalatlösung, beim Fluornatrium aber nicht, sondern nur ein grüner Bodensatz. Nun wurde von dem Belag resp. Bodensatz in je 10 ccm kalkfreie Nährlösung, die sich in paraffinierten Proberöhren befand, übertragen. Nach fünf Tagen war ein grüner Ring an der Oberfläche in beiden Fällen vorhanden. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab sich jedoch, daß das Palmellastadium fast ausschließlich vorhanden war. In diesem Stadium fand sogar Vermehrung statt, als zur kalkfreien Nährlösung noch 0,5 % neutrales Kaliumoxalat gesetzt wurde; bei Fluornatriumzusatz fand jedoch eine Vermehrung nicht statt; dieses hemmte somit sehr wesentlich die Lebensfunktionen, ohne jedoch sofort als Gift tödlich zu wirken, wie dieses bei den höherstehenden Algen und *Euglena* der Fall ist.

Nun wurde dieses *Gonium* in eine kalkfreie Nährlösung mit großem Überschuss an schwefesaurer Magnesia übertragen, diese enthielt:

Magnesiumsulfat	1 %
Kaliumnitrat	0,01 %
Dikaliumphosphat	0,01 %
Ferriphosphat	Spur

1) Bei *Gonium* findet sich nur successive Zellteilung. Ich fand Massen dieser Flagellate in einem von toten Insekten faulig gewordenen Wasser schon fast in Reinkultur, von Bakterien abgesehen. Nun wurde davon in reine mineralische Nährlösung abgeimpft und so in einigen Proben Reinkultur beobachtet; in einigen zeigten sich jedoch Chytridien, welche in der fauligen Flüssigkeit schon vorhanden waren.

fallender Weise abtöten, während diejenigen Organismen, welche des Kalks nicht bedürfen, auch von neutralen Oxalaten nicht angegriffen und ferner gegen Fluornatrium weit weniger empfindlich sind als die höheren kalkbedürftigen Formen. Diese Tatsachen wären ganz unerklärlich, wenn man annehmen wollte, der Kalk sei lediglich zur Membranbildung oder zur Ermöglichung gewisser bis jetzt total unbekannter Stoffwechselvorgänge nötig. Membran und Stoffwechsel unterscheiden sich wohl kaum bei höheren und niederen Algen und Flagellaten; für den Kern aber ist es sicher, daß seine Tektonik verschieden sein muß.¹⁾

Wie erwähnt, ist für Fluornatrium eine zweifache Giftwirkung sehr wahrscheinlich; es wirkt in erster Linie kalkentziehend, in zweiter Linie alkaloidartig. Infolge dieser letzteren Eigenschaft übt es auch bei den kalkfreien und niedersten Organismen eine hemmende Wirkung aus, welche neutrale Oxalate auf diese nicht ausüben. Immerhin gestattet Fluornatrium selbst bei 1 % noch eine, wenn auch kümmerliche Entwicklung von manchen Bakterienarten und bei 0,1 % eine schwache Entwicklung von Schimmelpilzen.

Nachschrift.

Vor einiger Zeit erschien in der Botanischen Zeitung ein Artikel von W. Beneke, welcher Einwände erhebt gegen meine Ansicht über die physiologische Rolle des Kalks. Einige dieser Einwände sind aber bereits erledigt, die anderen leicht zu beseitigen, so daß ich mich kurz fassen kann. Der Autor schreibt z. B.: „Der reichliche Calciumgehalt von Laubblättern ist zweifellos belanglos; denn dieser steht bekanntlich nicht mit der Chlorophyllmenge²⁾ in Beziehung, sondern mit anderen Faktoren, z. B. der Transpiration (Kalkoxalat der Blätter).“ Dieser „Einwand“ ist auf der ersten Seite meiner ersten Abhandlung über die Kalkfrage bereits erledigt worden, siehe Flora 1892, S. 368.

Ferner wird darauf hingewiesen, daß für die Vegetationspunkte trotz ihrer relativ großen Zellkerne ein höherer Kalkgehalt nicht nachgewiesen sei. Hier können aber selbstverständlich nur ausgewachsene Organe mit verschiedenen großen Zellkernen verglichen werden; denn rasch wachsende Teile brauchen zur Herstellung ihrer

1) Da aus mehreren Gründen anzunehmen ist, daß die Bildung von Nucleoproteiden im Zellkern erfolgt, so dürfte sich erklären, daß kalkhaltige Kerne auch kalkhaltige Chlorophyllkörper im Gefolge haben.

2) Wahrscheinlich wollte der Autor schreiben: „Menge der Chloroplasten“, denn mit dem Farbstoff an sich hat der Kalk jedenfalls keine direkten Beziehungen.

Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen.

Von Joseph Schweiger.

Mit 33 Figuren im Text.

Die Euphorbiaceen zeigen bei der Entwicklung ihrer Samen eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten. Die Samenanlagen sind anatrop im Fruchtfach an der Placenta angeheftet, so daß die Mikropyle etwas nach außen gewendet ist. Bezüglich der Integumente ist bekannt, daß das äußere sich vor dem inneren entwickelt. Dieses äußere Integument weist an der Mikropyle eine bedeutende Verdickung auf, die bei den meisten Euphorbiaceen in charakteristischer Weise als sogenannte Caruncula ausgebildet ist.

Außerdem sieht man oberhalb des Funiculus ein Zellgewebe, das keiner Art der Euphorbiaceen fehlt; es ist mehr oder weniger massig entwickelt und zeigt je nach den Gattungen besondere mehr oder weniger auffallende Verschiedenheiten.

Dieses Gebilde ward schon von Mirbel beobachtet und als „chapeau de tissu conducteur“ bezeichnet, eine Nomenklatur, die Baillon als unpraktisch beanstandet; er schlug den Namen „obturateur“ vor, ein Name, der jedoch auch nicht bei allen Euphorbiaceen zutreffend ist. Baillon hat in seiner Monographie der Euphorbiaceen¹⁾ das Ergebnis seiner eingehenden Untersuchungen über den Obturator usw. niedergelegt, aber vor allem sein Augenmerk nur auf die morphologische Seite der Eigentümlichkeiten der Samenentwicklung der Euphorbiaceen verwendet. Auf Mirbels Beobachtungen gründen sich auch die Untersuchungen Payers²⁾; er hat bei *Linum perenne* den dort ebenfalls vorhandenen Obturator beschrieben und das Organ als capuchon bezeichnet.

Capus³⁾ hat in seiner Abhandlung „über das Leitungsgewebe“ bei *Euphorbia myrsinitis* den Obturator einer Untersuchung unterzogen; er schlägt den Namen „coussinet micropylaire“ vor, der aber auch nicht das Richtige besagt.

Haben die obengenannten Forscher vor allem die Morphologie berücksichtigt, so finden wir bei Capus schon den Versuch gemacht,

1) Baillon, Étude générale du groupe des Euphorbiacees pag. 167.

2) Payer, Traité de l'organogenie pag. 522.

3) Capus, Anatomie du tissu conducteur. Annal des sc. nat. 6. sér. 7. 1878, pag. 248 ff.

dafs die Mikropyle später etwas nach außen gegen die Fruchtblattwandung geneigt ist, während in den ersten Anfängen des Wachstums die Achse des Nucellus ungefähr parallel zur Achse der Placenta gerichtet war.

Um die Zeit, wo das äufsere Integument etwa die Höhe der Nucellusspitze erreicht hat, finden sich die Obturatorzellen durch Querteilung beträchtlich vermehrt vor, es haben sich aber auch die äusseren Zellen des Obturators zum Teil schon beträchtlich gestreckt. Sie haben ihre bisherige Gestalt verloren und bilden mehr oder weniger lange haarförmige Gebilde oder Schläuche. Wie die anderen Obturatorzellen sind sie reichlich mit Plasma erfüllt und haben einen grofsen Kern und dünne Wandungen (Fig. 2). Schon auf dieser Entwicklungsstufe zeigt sich das Bestreben bei diesen schlauchförmigen Zellen,



Fig. 1. *Euphorbia myrsinitis* L.
1. Carpell, 2. Nucellus, 3. äusseres Integument, erst auf der Aussenseite der Samenanlage angelegt, 4. Fruchtfach.

Fig. 2. *Euph. myrsinitis* L. Längsschnitt, oberer Teil mit oberem Obturator; die peripherischen Zellen sind schlauchförmig. N Nucellusspitze, e äusseres Integument.

den Nucellus zu erreichen. Schliesslich wird der Obturator in seinem Wachstum so gefördert, dafs er sich als ein sehr beträchtliches glockenförmiges Gebilde über den oberen Teil der Samenanlage herabsenkt.

War die Richtung des Wachstums des Obturators anfangs eine ungefähr senkrecht zur Achse der Placenta gerichtete, so wurde sie später eine schräg aufsteigende, zuletzt aber wieder nach abwärts strebende.

Völlig ausgebildet ist der Obturator zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit der Samenanlagen. Er hat dann ungefähr die Form einer Glocke, die über den oberen Teil der Samenanlage gestülpt ist. Die

einer Glocke stehen, so entspräche dem Glockenschwengel ungefähr der Zellstrang, der auf den Nucellus zu wächst. Figur 4 zeigt in schematischer Zeichnung die Verhältnisse. Figur 5 stellt die Spitze des Nucellus dar mit Obturatorschläuchen und Stücken von Pollenschläuchen.

Die Schlauchzellen des Obturators nehmen begierig Farbstoffe wie Jodgrünfuchsin, Hämatoxylin etc. auf. Reaktionen mit Rutheniumrot ergaben den Nachweis des

Vorhandensein von viel Fett in den Zellwänden.

Querschnitte durch den Nucellus oberhalb des Griffelansatzes liess sich die Wachstumsstelle zweier F

u
c
f
e f
e' f
n

Fig. 4. *Euph. myrsinitis* L. Schematisch. Längsschnitt. obt Obturator, dessen Zellen zum Nucellus (n) vordringen, sich zwischen inneres und äußeres Integument (iJ, eJ) einschieben und den oberen Teil der Samenanlage c (Caruncula) umfassen, f Funiculus.

Fig. 5. Spitze des Nucellus von *Euph. myrsinitis* L. Es sind die Obturatorschläuche nur zum Teil gezeichnet (obt); p Stück von Pollenschläuchen. Die Obturatorschläuche dringen nie ins Nucellusgewebe ein.

einen Teil des Obturators. Derselbe füllt den Raum des Fruchtfaches fast völlig aus. Es zeigt sich auf solchen Schnitten von entsprechend jungem Material, dass der Obturator nicht als ein einheitliches Gebilde angelegt wird, sondern dass zwei Teile, ein rechter und ein linker den Obturator zusammensetzen. Jeder dieser Teile entspringt dem Rande je eines Fruchtblattes. Bei *E. myrsinitis* verwachsen

hieren allmählich ihren Inhalt, die Verbindung dieser Zellen mit der Nucellusspitze wird erst gelockert, dann ganz aufgehoben. Auch jene Zellen, die sich zwischen die Integumente eingekleibt hatten, schrumpfen zusammen. Ein weiteres Stadium des Verfalles tritt damit ein, daß die Zellen, welche das Exostom (Caruncula) umfaßten, sich lösen und aufgelöst werden; endlich sind es nur noch zusammenhanglose Fetzen von Obturatorgewebe, die sich vorfinden, hier und da noch Zellen mit etwas Plasma und Kernresten, zuletzt verschwinden auch diese und im Fruchtfach, der einen reifen Samen enthält, findet sich vom Obturator nur noch eine Art Schwiele, die an der Placenta oberhalb des Funiculus als Rest des Obturators übrig bleibt. Was den Ursprung und die Entwicklungsgeschichte des Obturators bei den übrigen

Fig. 7. *Euph. cyperissias* L. Querschnitt: Obturatorschläuche. Dieselben sind quer geteilt.

Fig. 8. *Euph. cyperissias* L., jung. Der Längsschnitt zeigt den oberen Teil des Nucellus (n) und des äußeren Integuments (J); im Obturator (obf) sind die Zellen teilweise in regelmäßigen Reihen angeordnet.

untersuchten Euphorbiaarten anlangt, so ist keine wesentliche Abweichung zu ersehen. Bei *Euphorbia cyperissias* L. sind die Zellwandungen der Obturatorschläuche äußerst dünn, die Zellschläuche zeigen deutliche Querteilung; der Obturator ist bedeutend größer als bei *E. myrsinitis* und seine peripheren Zellen laufen fast die Hälfte der Samenanlage herab. Auf Längsschnitten ist auch eine Reihe von Zellen zu sehen, die etwa parallel neben einander verlaufen und der Nucellusspitze zustreben (Fig. 7 und 8).

Während bei *Euph. myrsinitis* die schlauchförmigen Zellen sehr spät entwickelt werden, strecken sich bei *E. esula* L. die Zellen schon sehr bald haarförmig ins Innere des Fruchtfaches vor.

steht bezüglich der Größe des Obturators weit hinter den bisher angeführten Orten zurück. Hier bildet der Obturator einen ganz bedeutend kleineren Gewebekörper. Auch greift der Obturator nicht um die Caruncula herum (Fig. 11).

Auch die *Euphorbia Lathyris*, die schon von Payer¹⁾ eingehend beschrieben worden ist, weist nur einen mäßig entwickelten Obturator auf.

Einen sehr großen Obturator findet man bei den sukkulenten Arten der Gattung *Euphorbia* vor. Bei *Euphorbia ornithopus* Jacqu. reichen die Schläuche des Obturators bis weit über die Hälfte der Samenanlage herunter, sie wie mit einem Mantel umhüllend. Die

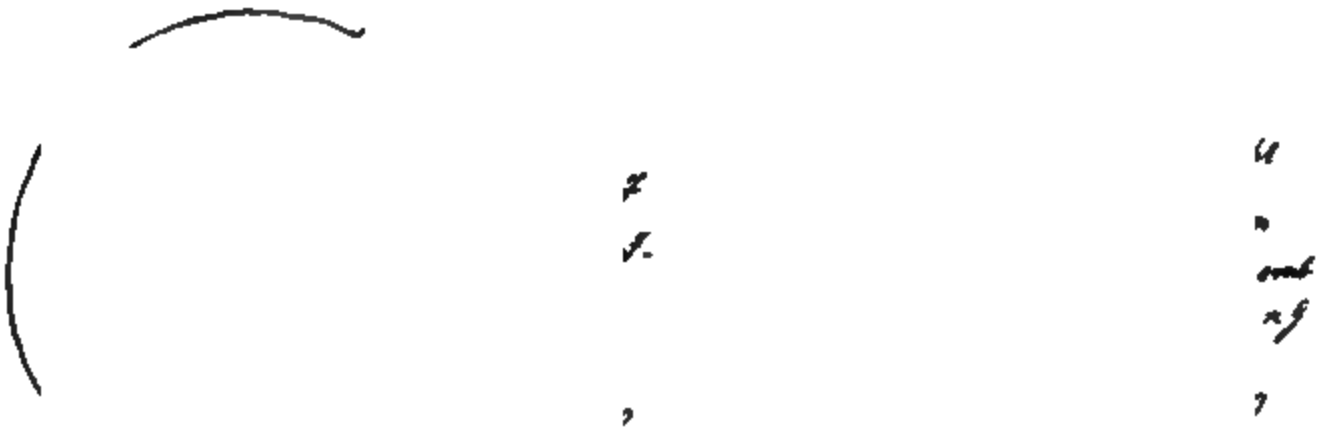


Fig. 11. *Euph. heterophylla* L. Der Obturator (*obt*) ist klein und sendet nur einen Zellstrang in die Mikropyle, ohne den oberen Teil der Samenanlage zu umfassen.

Fig. 12. *Euph. ornithopus* Jacqu. Der Obturator (*obt*) umhüllt wie ein nach unten ausgefranter Kragen die Samenanlage. (*n*) Nucellus. (*emb*) Embryosack mit Eizelle. (*g*) Gefäßbündeleintritt.

Zellschläuche sind sehr kräftig entwickelt und enthalten viel Schleimsubstanzen. Sie nehmen Farbstoffe so gierig auf, daß oft schon nach Einwirkung von einigen Minuten eine tiefblaue Färbung (mit Hämatoxylin und ebenso mit Jodgrünfuchsin) eintritt (Fig. 12).

Einen ganz ähnlichen Obturator weist *E. globosa* Sims. auf. Es sind nur einige wenige, aber sehr kräftige Schläuche, die in die Mikropyle vordringen. Querschnitte zeigen besonders schön (nach Behandlung mit Farbstoffen), welche Zellen schleimige Substanzen enthalten. Ganz dasselbe Verhalten findet sich bei *Euphorbia polygona*

1) Payer, *Traité* etc.

der Ursprung von Obturator und Funiculus angehört, sich gestreckt hat (vgl. Fig. 13 und 14).

Verfolgt man den Verlauf der Zellreihen des Obturators in verschiedenen Alterstadien, so erkennt man auch hieraus, daß der Obturator seinen Ursprung aus der Placenta nimmt.

Der Obturator stellt im fertigen Zustand eine kompakte Zellmasse dar. Die peripheren Zellen sind schlauchförmig gestreckt und ragen wie steife Haare empor. Auf der Oberseite des Obturators ist eine Furche, welche die ganze Oberseite in der Richtung von der Placenta zur Fruchtwand hin gleichsam scheidet. So ragt er etwa hahnenkammartig über dem Funiculus empor.

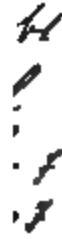


Fig. 13. *Ricinus communis* L. Junges Stadium. Der Obturator ist noch deutlich als ein selbstständig an der Placenta entstandenes Gewebe (*obt*) zu erkennen. *c* Caruncula, *f* Funiculus, *g* Gefäßbündel, *eJ* äußeres Integument, *iJ* inneres Integument.

Fig. 14. *Ricinus communis* L. Älteres Stadium. *obt* Obturator scheinbar aus dem Funiculus entstanden. *n* Nucellus, *f* Funiculus, *g* Gefäßbündel, *eJ* äußeres Integument, *iJ* inneres Integument.

Behandelt man frische Längsschnitte durch den Obturator und Funiculus mit Kalilauge, so werden die anfangs purpurrot gefärbten Zellen des Obturators zunächst intensiv blau, dann braun, schließlich farblos. Anders die Zellen des Funiculus; sie ändern ihre Farbe nicht.

Nach der Befruchtung schwindet auch bei *Ricinus* der Obturator bis auf einen kleinen Rest an der Placenta; dieser ist deutlich wahrzunehmen als ein kleiner rotgefärbter Wulst über der Stelle, wo der Funiculus beginnt.

roides das äußere Integument, drängt sich hier auch mit einem Teile zwischen die Integumente und läßt nur die Stelle frei, wo die Nucellusspitze hervorstößt, um sich auf den Obturator zu legen.

Phyllanthus pulcher Wall., sowie *Phyllanthus mimosoides* zeigen ein Verhalten ähnlich wie *Ph. lathyroides* resp. *angustifolius*.

Manihot palmata Muell. Arg. hat einen kleinen Obturator. Er unterscheidet sich wesentlich von dem Obturator der bisher beschriebenen Arten dadurch, daß er weder in die Mikropyle eindringt, noch eine lange Furche oder Rinne zur Aufnahme der Nucellusspitze aufweist. Sein Verhalten ist wesentlich anders. Wohl hat er anfangs auf seiner Oberseite eine grubenförmige Vertiefung oder Einsenkung aufzuweisen. Sobald aber die Nucellusspitze sich in

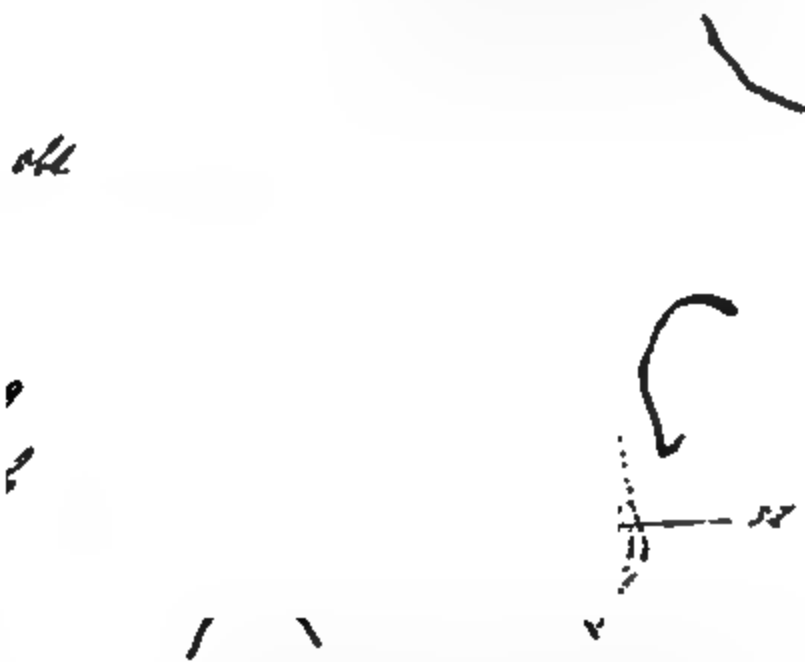


Fig. 17. *Phyllanthus grandifolius*. Der Obturator (obt) bildet ein schopfartiges Organ. (Längsschnitt.)

Fig. 18. Der Obturator (obt) mit darauf liegender Nucellusspitze (nS). p Pollenschlauch, SZ Schleimzellen.

dieselbe hineinlegt, greifen die Zellen des Obturators und der Nucellusspitze zapfenartig ineinander und es entsteht bald eine so innige Verbindung beider Gewebekörper, daß in ausgewachsenen, befruchtungsfähigen Samenanlagen die Grenze beider Gewebe nicht leicht zu finden ist.

Der Obturator von *Dalechampia Roesliana* Muell. Arg. weist folgende Eigentümlichkeiten auf: Er ist kräftig entwickelt und legt sich haubenförmig über die Mikropyle; einzelne Zellen legen sich dem Nucellus an seiner Spitze an. Auf Längsschnitten wird aber deutlich, daß der Obturator unten etwa in der Mitte eine grubenförmige Vertiefung aufweist, so daß eine innige Verbindung zwischen Obturator

Eine große Übereinstimmung in der Ausbildung des Obturatorgewebes mit *Croton* zeigt *Crotophora tinctoria* L. Auch hier ist der Obturator ein Gewebekomplex mit haarförmig gestreckten Zellen; auch die bei *Croton* beschriebene rinnenförmige Furohe ist vorhanden. Ein Unterschied besteht darin, daß die Lage des Obturators eine andere ist. Da der Funiculus sich steil nach aufwärts etwas verlängert, so liegt der Obturator nicht wie bei *Croton* ziemlich frei im Fruchtfach, sondern schräg hinter der dem Funiculus aufgelagerten Anschwellung.

Mercurialis annua L. hat einen sehr kleinen Obturator, er sieht fast nur wie ein kleines Haarbüschelchen aus; dieser Haarschopf legt



Fig. 21. *Croton* sp.? Venezuela. Längsschnitt. *obt* der Obturator mit haarförmigen Zellen am Rande. Die haarförmigen Zellen bedecken zum Teil seitlich die Nucellarverlängerung.

Fig. 22. *Crotophora tinctoria*. Längsschnitt. *obt* Obturator, *f* Funiculus, *eJ* äußeres Integument, *iJ* inneres Integument, *n* Nucellus.

sich in eine Vertiefung des äußeren Integuments; auf einem Querschnitt erscheint er immer als ein etwa halbkreisförmiges, fächerartiges Gebilde von einzelnstehenden Haaren (Fig. 23 und 24).

Mercurialis perennis L. zeigt dieselben Verhältnisse bezüglich des Obturators.

Ein Überblick über den Obturator bei den verschiedenen Arten und Gattungen der untersuchten Euphorbiaceen ergibt als Resultat:

Bei allen untersuchten Euphorbiaceen findet sich ein typisch entwickeltes Gefäßbündel, das den Funiculus durchzieht, bis in die Region der Chalaza deutlich erkennbar ist und meist als ein einheitlicher Strang durch die beiden Integumente bis an die Basis des Nucellus herantritt. Bei *Euphorbia myrsinitis* fällt an der Basis des Nucellus schon bei sehr jungen Samenanlagen ein Komplex von Zellen auf, der sich deutlich von den anliegenden Zellen abgrenzt und namentlich bei Anwendung von Färbemitteln hervortritt. Die Zellen sind meist in regelmäßigen Reihen angeordnet, radiär zum Embryosack gestreckt, reichlich mit Plasma angefüllt und enthalten einen grossen deutlich erkennbaren Kern. Es ist eine Art von Nährgewebe, wie es von Billings¹⁾ für verschiedene Pflanzenfamilien konstatiert und beschrieben wurde. Auch die Stelle des inneren Integuments, die dieser Zone des Nucellus angrenzt, weist einen solchen inhaltreichen Zellkomplex auf, innerhalb welcher die Ausläufer des Gefäßbündels liegen. Die Funktion als Nährgewebe ergibt sich klar aus der Entwicklungsgeschichte.

Dieser Zellkomplex entwickelt sich schon in ganz jungen Samenanlagen zu einer Zeit, wo der Embryosack noch nicht angelegt ist. Ist dieser bereits angelegt, so ist das Zellgewebe, soweit es als typisches Nährgewebe in Betracht kommt, deutlich abgegrenzt. Es hat sich durch fortgesetzte Quer- und Längsteilung der Zellen beträchtlich vergrößert.

Später, wenn die Befruchtung der Eizelle eingetreten ist und die Endospermbildung einsetzt, wird dies Nährgewebe mehr und mehr zusammengedrückt und der Inhalt der Zellen aufgebraucht. Auch das vorher ziemlich dicke innere Integument verliert an Mächtigkeit und schliesslich, wenn das Endospermgewebe den ganzen Innenraum innerhalb des inneren Integumentes ausfüllt, findet man am Chalazaende nur noch wenige Zellen mit Plasmahalt. Schon bevor die Testa völlig ausgebildet ist, schwindet auch das innere Integument bis auf eine dünne schleierartige Haut. An der Basis des Endospermkörpers aber zeigen sich eine Reihe eigentümlicher Zellen, die an reifen Samen auch noch leicht nachzuweisen sind.

Der Inhalt des inneren Integumentes schwindet, die Zellen selbst sind als zum Teil zusammengedrücktes farbloses Gewebe noch zu erkennen, die Zellwände bleiben auch bei Anwendung von Kongorot und ähnlichen Farbstoffen farblos. An der Basis des Endosperm-

1) Billings, Beiträge zur Samenentwicklung. Flora 1901.

über der Öffnung in der Samenschale, wo das Gefäßbündel eintritt. Es bildet also diese Kappe einen festen Abschluß und auch einen Schutz gegen das Eindringen von Bakterien, sowie das Eindringen von Wasser, das den Zellinhalt auslangen könnte.

Am Rande der Zellkappe (der, wie die Figur 25 zeigt, etwas verstärkt ist) setzt sich als Rest des inneren Integumentes jenes weißse schleierartige Gewebe fort, das der harten Samenschale innen aufliegt.

Ähnliche Verhältnisse hat M. Merz¹⁾ bei den Utricularieen gefunden. Er sagt diesbezüglich von *Utricularia inflata*:

„Die Zellen des hier (an der Chalazaregion) liegenden Endosperms unterscheiden sich von den anderen durch ihre rechteckige Gestalt und ihre Verkorkung²⁾. Denn bei Behandlung mit verdünnter H_2SO_4 wurde alles übrige diese Partie umgebende gelöst, während diese kaum eine Veränderung zeigt und besonders ein Streifen fiel durch stärkere Verdickung auf (Fig. 10 a. a. O. pag. 75).“

Läßt man reife Samen von *Euphorbia myrsinitis* keimen, so tragen die Cotyledonen oft noch einige Tage lang an ihrer Spitze die oben erwähnte Zellkappe, an welche sich die weißse schleierartige Haut anschließt, so daß die Cotyledonen noch längere Zeit (bis zu 10 Tage oft) gegen äußere schädliche Einflüsse geschützt sind; die ergrünenden Cotyledonen krümmen sich mehr und mehr nach außen, so daß sie kahnförmig aneinanderliegen; sie sprengen entweder die zarte Haut oder schlüpfen heraus und werfen sie so ab. Auch die harte Samenschale bleibt oft noch längere Zeit über dieser Zellkappe vorhanden (Fig. 26).

Ein solches charakterisches Nährgewebe findet sich deutlich ausgebildet bei allen Arten der Gattung *Euphorbia* (Fig. 27); es fehlt aber auch nicht bei den anderen Gattungen, wenn es auch bei einzelnen nicht so deutlich und so scharf abgegrenzt ist (wie bei *Phyllanthus*).

Eine besonders auffällige Form des Nucellus zeigt *Dalechampia Roeziana* Muell. Arg. Mindestens der ganze untere dritte Teil desselben ist ungemein verbreitert, während oberhalb dieser Verbreiterung der Nucellus als schmaler Kegel sich erhebt. In diesem oberen Teil findet man den Embryosack ziemlich tief unter der Nucellusspitze (Fig. 28).

Der Nucellus hat somit ungefähr die Form eines Flaschenkürbis. Das innere Integument ist demgemäß auch in seinem oberen Teile nach innen zu bedeutend verdickt.

1) M. Merz, Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularieen. *Flora* 84. Bd., Ergänzungsband zum Jahrgang 1897, pag. 71 ff.

2) Ein inneres Integument fehlt bei *Utricularia*.

Zellen des Obturators hinein. So bei *Phyllanthus lathyroides* (Fig. 30) und *Ph. pulcher*. Bei *Phyllanthus angustifolius* Sw. krümmt sich die Spitze in ähnlicher Weise nach der Seite der Placenta hinüber; das äußerste Ende der Spitze aber richtet sich wieder etwas nach aufwärts.

Manihot palmata Muell. Arg. besitzt gleichfalls eine bedeutend verlängerte Nucellarspitze. Während aber bei *Phyllanthus* die Verlängerung sich in eine Furche des Obturators legt, tritt bei *Manihot* eine innige Verschmelzung der Nucellusspitze mit dem Obturator ein. Zwar legt sich die Spitze auch in eine rinnenförmige Vertiefung des Obturators; indem aber die Zellen beider Gewebe sich zwischen



Fig. 29. *Euph. globosa*. *n* Nucellus, *iJ* inneres Integument, *eJ* äußeres Integument, *obt* Obturator (die Zellen nur teilweise gezeichnet).

Fig. 30. *Phyllanthus lathyroides*. Die Nucellusspitze (*n*) liegt zwischen den Haaren des Obturators (*obt*) in einer Rinne. *f* Richtung des Funiculus.

einander hineindrängen und schließlich miteinander verwachsen, wird die Verbindung eine so feste, daß in späteren Entwicklungsstadien die Stelle der Vereinigung beider nicht mehr leicht festzustellen ist (vgl. Fig. 18, Fig. 31).

Oberhalb des Embryosacks findet sich eine Art Kappe von eigentümlich gestalteten Zellen, die sich leicht von anderen Zellgeweben unterscheiden lassen. Diese Zellgruppe bildet gleichsam die Basis der Nucellusverlängerung. Die Zellen der Nucellusspitze enthalten viel Stärke (die Körner sind ziemlich groß), besonders von der Zeit an, wo der Eiapparat völlig ausgebildet ist. Diese Stärkeanhäufung

Mag die Nucellusspitze nur wenig zugespitzt oder mag sie lang ausgezogen sein: mit zunehmender Samenreife schwindet sie; am längsten bleibt sie erhalten bei *Crozophora tinctoria*, aber auch hier ist sie kein Dauergewebe und was Baillon als Nucellusverlängerung am reifen Samen von *Crozophora* beschreibt, gehört der Caruncula an.

Caruncula.

Von einer Reihe von Samen ist bekannt, daß sie an dem oberen Teile des äußeren Integuments (wenn deren zwei vorhanden sind) in der Nähe der Mikropyle oder oberhalb der Anheftungsstelle des Funiculus Zellgewebswülste entwickeln, die als Caruncula (Strophiola) bezeichnet werden und vielfach auch als arillusartige Gebilde beschrieben werden, so bei *Chelidonium*, *Viola* usw.

Auch bei den Euphorbiaceen sind meist typisch entwickelte Carunculae vorhanden.

Wenn bei *Euphorbia myrsinitis* die ringförmige Erhebung des äußeren Integuments, das bekanntlich bei den Euphorbiaceen dem inneren in der Entwicklung weit voraneilt, sich zur Mikropyle schließt, fällt am oberen Teile des äußeren Integuments ein Zellkomplex auf, der ein charakteristisches Teilungsgewebe darstellt. Anfangs wenige Zellen, mehren sie sich rasch durch Teilung, so daß das äußere Integument bald oben einen etwa ringförmigen Wulst um die Mikropyle bildet. Diese Zellvermehrung und -wucherung ist jedoch nicht auf allen Seiten gleich groß; am energischsten ist sie auf der Rückenseite zu; auf der der Placenta zugekehrten Seite sind es besonders zwei Stellen am äußeren Integumente, wo eine rasche Zellvermehrung statt hat; diese beiden Stellen liegen oberhalb des Funiculus seitlich rechts und links, so daß drei Lappen als besonders stark sich entwickelnd zu unterscheiden sind. Die Zellen haben Plasmainhalt und große Kerne. So bleibt das Verhältnis, bis die Befruchtung erfolgt ist und die Ausbildung der Samen beginnt. Man bemerkt dann, wie die Caruncula rasch sich vergrößert, um ihre definitive Form anzunehmen; die Öffnung in der Caruncula verengert sich, der ganze Wulst wird mehr auf die Bauchseite verlagert, indem namentlich das Gewebe auf der Rückenseite der Samenanlage wächst und schließlich wird die Mikropyle von der Caruncula selbst überdeckt. Während vorher der Kanal der Caruncula in der Achsenverlängerung der Samenanlage direkt über dem Exostom lag, ist er jetzt bauchseitig verschoben. Unterhalb des Ringwulstes der Caruncula beginnt sich eine

Von *Phyllanthus* findet sich die Angabe, daß sie einer Caruncula entbehre. Eine typisch ausgebildete Caruncula findet sich allerdings an den reifen Samen nicht. Aber vollständig fehlt sie nicht: auf der Bauchseite, ziemlich weit herabgeschoben, ist eine schwielenartige Anschwellung zu sehen, die meist lebhaft gefärbt ist (orangerot bei *Phyllanthus lathyroides*). Die Entwicklungsgeschichte der Samen von *Phyllanthus* zeigt, daß am äußeren Integument sich ein Teilungsgewebe vorfindet, das jenem entspricht, welches z. B. bei *Euphorbia myrsinitis* zur Bildung der Caruncula Anlaß gibt (Fig. 33). Das bei jungen Samenanlagen zweischichtige äußere Integument wird in der Nähe der Mikropyle mehrschichtig; dieses Teilungsgewebe ergibt dann die oben erwähnte Samenschwiele, die man als eine sehr kleine Caruncula wohl bezeichnen kann. Es bleibt hier die Bildung der Caruncula sozusagen auf rudimentärer Stufe stehen. Ganz ähnlich ist es bei *Dalechampia*; auch hier ist es nur ein kleines längsgestrecktes Wärrchen, das als Caruncula bezeichnet werden kann. Diese Bezeichnung ist ja wohl auch hier am Platze, wenn man bedenkt, daß die Entwicklung anfangs dieselbe ist, wie bei den mit typischer Caruncula versehenen Samen, die Größe ist allerdings verschieden.

Auf die Form der Caruncula hat besonders Baillon schon geachtet, es findet sich eine Reihe von Carunculagebilden beschrieben in seiner Monographie der Euphorbiaceen.

Sieht man von *Phyllanthus* und *Dalechampia*, sowie *Euphorbia heterophylla* ab, so haben alle untersuchten Euphorbiaceen eine wohlausgebildete Caruncula.

Fig. 33. *Phyllanthus lathyroides*. c = Teilungsgewebe am äußeren Integument. Das innere ist nicht gezeichnet. n = Nucellus.

B. Physiologisches und Biologisches.

Caruncula.

Bevor ich auf die Bedeutung der Caruncula eingehe, ist es notwendig, darauf hinzuweisen, daß Obturator und Caruncula zwei verschiedene Organe sind und zwar zwei verschiedene Organe, denen auch verschiedene Funktionen zukommen. Es muß der Unterschied zwischen Obturator und Caruncula um dessen willen so hervorgehoben

Baillon hat dem gegenüber bewiesen, daß man es nicht mit zwei getrennten Bildungscentren zu tun hat, sondern nur mit einem einzigen, welches zwischen der Hilusstelle und der ihr zunächst gelegenen Hälfte des Exostoms befindlich ist und allmählich das Exostom und den Hilus in ihrem ganzen Umfang zur weiteren Ausbildung des Arillus heranzieht. Er stimmt darum schon für Beseitigung der alten Bezeichnungen, wie echter und falscher Arillus, Calyptra, Strophiola, Caruncula usw. und will an deren Stelle unterschieden wissen zwischen allgemeiner oder totaler und lokalisierter Arillusbildung in dieser oder jener Region des Samens wie Funiculus, Raphe, Chalaza, Hilus oder Mikropyle oder an mehreren dieser Stellen zugleich. Ob eine solche Bezeichnung in jeder Hinsicht unanfechtbar wäre, soll hier nicht entschieden werden. Sicher gehen wir nicht allzuweit fehl, wenn wir die Caruncula der Euphorbiaceen als eine Art Arillus auffassen.

Die Caruncula ist vor allem nicht als ein drittes Integument aufzufassen oder als Überrest eines solchen. Wäre das der Fall, so müßte sie entstehen als ein Teil des Nucellargewebes; das ist aber nicht der Fall.

A. Pfeiffer¹⁾ meint, die Caruncula der Euphorbiaceen zu den Exostomarillen (nach Baillons Einteilung) stellen zu dürfen. (Aber auch diese Stellung wäre keine genaue, da auch der Funiculus bei Bildung der Caruncula beteiligt ist.) Pfeiffer hat die Bildung der Caruncula bei den Euphorbiaceen nicht selbst untersucht, sondern begnügt sich mit der Bemerkung, daß Baillon schon genügend die Caruncula der Euphorbiaceen besprochen habe. Aus dessen Monographie ist zu ersehen, daß sich mantelförmige Hüllen nirgends bei den Euphorbiaceen finden, sondern stets auf die Mikropylegegend beschränkte Wülste, die immerhin ganz interessante Formen durch Einschnürungen, Lappung, Spaltung usw. annehmen können. Auch die Färbung ist oft höchst charakteristisch.

A. d. Saint Hilaire²⁾ hat schon behauptet, die Caruncula gehe hervor aus dem Exostom. Baillon³⁾ erkannte schon, daß die Ausbildung der Caruncula nicht im ganzen Umkreis des Exostoms gleichförmig vor sich gehe (z. B. bei *Ricinus communis* sind es anfangs drei Lappen; der eine liegt gegen die Fruchtwand zu, die beiden anderen je seitlich über dem Funiculus; später erscheint die

1) A. Pfeiffer, Die Arillargebilde der Pflanzensamen, Berlin 1890, pag. 43.

2) A. d. Saint Hilaire, Morphologie végétale 1840.

3) Baillon, Étude générale etc. pag. 191.

Fruchthöhlung an und liegt schließlich keilförmig zwischen Placenta und dem oberen Teile des Samens auf dem Funiculus mit ihrem unteren Teile. Baillon hat schon gemeint, die Caruncula trage durch diese Lage dazu bei, daß die Trennung des Samens von Funiculus erleichtert werde. Tatsächlich füllt die Caruncula bei eingetretener Samenreife den Raum zwischen Placenta und dem oberen Teil des Samens aus und wenn man reife frische Samen der Länge nach durchschneidet, kann man leicht erkennen, wie die Caruncula tatsächlich wie ein Keil sich einzwängt und durch die Spannung eine Lösung des Samens von der Placenta ermöglicht bzw. erleichtert.

Wir dürfen nicht vergessen, daß viele Wolfsmilchgewächse zu der Gruppe gehören, die Schleuderfrüchte haben. Es spaltet sich in der Regel die Fruchtwand jedes Samenfaches von oben nach unten, in dem in der Mitte derselben von obenher ein Riss entsteht und die Samen werden mit ziemlicher Gewalt herausgeschleudert. Man kann das sehr leicht beobachten bei unseren einheimischen Euphorbiaarten, bei Mercurialis, auch bei Ricinus usw. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir auch der Caruncula einen Teil der Gewalt, mit welcher die Samen herausgeschleudert werden, zuschreiben. Dieses Herausspringen der Samen ward schon lange beobachtet. Schon der alte Hieronymus Tragus (Bock) nennt die Euphorbia Lathyris „Springkraut“ und sagt: „Sobald die Nüßlein dürr werden, springen sie mit eim Knall von der Sonnenhitz auff, als die Schotten an den Pfrimmen ¹⁾.“ Ludwig schreibt ²⁾:

„Bei Hura crepitans aus dem tropischen Afrika springen die großen, flachgedrückten, kugeligen, vielrippig gefurchten, holzigen, zweiklappigen Kapseln mit einem deutlichen Knall auf, wobei ihre linsenförmigen ca. 7g schweren Samen bis 14m fortgeschleudert werden ³⁾.“

Auch andere Wolfsmilchgewächse wie Hyaenanthus, Mercurialis, Boliospermum, Ricinus, Euphorbiaarten haben Schleuderfrüchte. Bei den Euphorbiaarten wird nach Hildebrandt durch das von oben her geschehene Aufreißen der Kapselklappen ein Druck auf die von ihnen eingeschlossenen Samen von unten her geübt, der diese weg-schleudert ³⁾. Daraus erklärt sich auch das Verwildern von E. Lathyris, marginata etc.

1) Huth, Systematische Übersicht der Pflanzen mit Schleuderfrüchten. Berlin 1890.

2) Ludwig, Biologie der Pflanzen pag. 335.

3) Ludwig, a. a. O. pag. 335.

Samen der Euphorbiaceen aufzusuchen, um sich an deren Caruncula gütlich zu tun. Insbesondere ist es die Rasenameise (*Tetramorium caespitum*), welche Samen mit grosser Samen- und Nabelschwiele in die Erdlöcher schleppt, darunter auch die Samen der Arten von *Euphorbia*. Dafs es nur die fleischige Caruncula ist, welche sie anlockt, ist zweifellos. Bleiben verschleppte Samen auf dem Wege der Ameisen liegen, so wird doch die Caruncula abgefressen.

Dafs übrigens viele Euphorbiaceen zu den myrmecophilen Pflanzen gehören, sei nur nebenbei bemerkt. Delpino¹⁾ zählt schon 482 Arten in zwei Gattungen auf, welche den Ameisen Wohnung gewähren. Auch Schimper rechnet unter die myrmecophilen Pflanzen besonders: *Croton*, *Sapium*, *Alchornea* usw. Ludwig selbst²⁾ bemerkt, dafs zu diesen myrmecophilen Pflanzen bei uns in Europa zu zählen sei: *Crozophora tinctoria*.

Zucker oder ähnliche Stoffe konnten in der Caruncula mit den gebräuchlichen Reaktionen nicht nachgewiesen werden, was freilich noch nicht für die Abwesenheit dieser Stoffe spricht. Stärke ist in der fertigen Caruncula nicht vorhanden.

Obturator und Nucellusverlängerung.

Wie die angestellten Untersuchungen ergaben, fehlt der Obturator bei keiner der beschriebenen Euphorbiaceen, dagegen ist seine Gestalt bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden.

Schon Mirbel hat die Wahrnehmung gemacht, dafs die Samenanlagen der Euphorbiaceen zur Zeit der Befruchtung bedeckt seien von einem sonderbaren Gewebe; er bezeichnet es als einen „Hut, der sich im Innenwinkel des Fachs des Fruchtknotens entwickelt und dann weiter ausbildet.“³⁾ Brongniart weist ebenfalls in seiner Schrift: „Zeugung des Pflanzenembryo“⁴⁾ darauf hin, dafs bei *Ricinus* sich ein eigentümliches Gewebe findet, „das man leicht bemerkt, indem es orangegelb gefärbt ist und im Ovarium in eine Art Schwiele oder in einem Warzenbüschel endigt, der, wie das Zellgewebe der Narbe, eine schöne rote Farbe hat und unmittelbar die Öffnung der Eyhäute bedeckt.“ Aus seinen Zeichnungen ist schon deutlich zu er-

1) Delpino, *Funzione mirmecotia nel regno vegetale*, Bologna 1886–89. Vgl. Ludwig a. a. O. pag. 244.

2) Ludwig a. a. O. pag. 247.

3) H. Mirbel in R. Browns vermischten botanischen Schriften übersetzt von Esenbeck Bd. IV, pag. 529 und Taf. V Fig. 12–15 *Euphorbia Lathyris*.

4) R. Browns vermischte botanische Schriften Bd. IV. pag. 234 f; vgl. auch daselbst Tafel II, Fig. 43, Tafel III, Fig. 54, 57.

gebräuchlichen Namen beibehalten und wenn wir eine Erklärung für den Begriff „obturateur“ geben wollen, so haben wir ihn zu bezeichnen als ein Zellgewebe, das sich zwischen Placenta und Mikropyle, resp. Nucellusspitze einschaltet.

Charakteristisch ist dasselbe nicht bloß für die Euphorbiaceen, die desselben nie ermangeln, es weisen eine Reihe anderer Pflanzen ein ganz ähnliches Gewebe auf. So hat bei *Linum perenne* Payer¹⁾ ein ähnliches Organ gefunden und eingehend beschrieben. Einen sicheren Schluss auf die Bedeutung dieses Gewebes hat aber weder er noch Baillon gemacht.

Wie Baillon schon erwähnt, war man geneigt, den Obturator als eine metamorphisierte Samenanlage anzusehen, daher auch der Name „hétérovule“ dafür aufgestellt wurde.²⁾ Er erklärt aber diese Bezeichnung für nicht annehmbar, weil, wie er meint, damit der Anschein erweckt werde, als ob dies Organ eine verkümmerte Eianlage sei (ovule aborté et déformé).³⁾ Er selbst hat also diese Meinung nicht geteilt, daß der Obturator einer solchen verkümmerten Samenanlage entspreche. Da mir die Quelle obiger Vermutung nicht bekannt ist, kann ich auch die Gründe nicht würdigen, welche für diese Annahme sprechen sollten. Wir haben es aber tatsächlich nicht mit einer verkümmerten Eianlage zu tun. Wäre eine solche Verkümmderung oder Metamorphose eingetreten, so müßte doch unter den vielen untersuchten Samenanlagen und deren Obturatoren das eine- oder das anderemal ein Anhaltspunkt sich gefunden haben, woraus zu schließen wäre, daß eine solche Veränderung tatsächlich vorliege. Man sollte dann meinen, daß irgend einmal vielleicht eine solche verkümmerte Samenanlage der ursprünglichen Anlage gemäß sich entwickle oder doch ein- oder das anderemal die Anfänge einer Samenanlage aufweise.

Weist man für die Behauptung, im Obturator eine solche umgeänderte Samenanlage vor sich zu haben, darauf hin, daß das Normale zwei Samenanlagen in jedem Fruchtfache wären, so ist demgegenüber die Tatsache zu bedenken, daß die *Phyllanthus*-arten wirklich zwei solcher Anlagen in jedem Fache besitzen, trotzdem aber noch ein Obturator, der beiden gemeinsam ist, vorhanden ist. Bei anderen *Phyllanthoideen* hat jede Samenanlage ihren eigenen Obturator.

Die Stellung des Obturators oberhalb des Funicules kann ebenfalls keinen Beweis bilden für die obige Behauptung. Es wurde bei

1) Payer, *Traité du organogénie des fleurs* pag. 522.

2) Baillon gibt keinen Autor hiefür an.

3) Baillon a. a. O. pag. 167.

Narbe bis zur Mikropyle gebildeten Sekret wachsen, aus dem sie wie aus einer Zuckerlösung ihre Nährstoffe beziehen. Das Sekret wird vom Leitgewebe gebildet, dessen Zellen sowohl hinsichtlich ihrer Form als hinsichtlich ihres Inhaltes diejenigen Eigenschaften besitzen, welche den zelligen Elementen bekannter Sekretionsorgane, z. B. der Nektarien eigentümlich.“

Durch dieses Leitungsgewebe im Griffel wird der Pollenschlauch auf die Placenta dirigiert, wo ebenfalls gewisse Zellgruppen als Leitgewebe ausgebildet sind. Bei den Euphorbiaceen ist nun aber der Abstand der Mikropyle von der Placenta ein beträchtlicher und es kann darum nicht Wunder nehmen, wenn sich hier ein besonderes Gewebe vorfindet, das die Verbindung zwischen Placenta und Mikropyle herstellt; dieses Gewebe ist der Obturator.

Behrends¹⁾ hat bezüglich des Leitgewebes für die Pollenschläuche die Ansicht ausgesprochen: „Das Leitungsgewebe scheint eine im Pflanzengriffel weitverbreitete Gewebeform zu sein, wo es fehlt, treten andere Zellen und Zellkomplexe vertretend an seine Stelle.“ Für das Griffelleitgewebe konstatierte er: „Der Zusammenhang des Gewebes ist ein sehr lockerer; so können wir für das Leitungsgewebe auf der Placenta und innerhalb des Fruchtknotens ganz ähnliches nachweisen.“ „Das Durchwachsen²⁾ des Pollenschlauches durch das Narbengewebe wird erleichtert dadurch, daß das Narbengewebe sehr lockeren Zusammenhang hat, sich schon durch sehr schwache Macerationsmittel, bisweilen sogar durch destilliertes Wasser, leicht in die einzelnen Längsreihen auflöst und so in hervorragender Weise geeignet ist, das Durchwachsen des Pollenschlauches zu erleichtern; außerdem sind aber auch die Längsreihen sehr elastisch, werden so dem Pollenschlauch angedrückt, so daß dieser, einmal eingedrungen, vor äußeren Einflüssen geschützt ist.“

Vergleichen wir die Eigenschaften des Obturatorgewebes mit den von Behrends für das Leitungsgewebe des Griffels usw. angeführten Eigenschaften, so ergibt sich die Rolle des Obturators als ebensolches Leitgewebe aus der Betrachtung, einmal: daß der Obturator nur die Fortsetzung des Leitgewebes in der Placenta ist, ferner daß die Zellen in ihrer Anordnung sowohl als ihrer Beschaffenheit sich als Leitgewebezellen charakterisieren. Die im Kern des Obturators liegenden Zellen sind sehr dünnwandig, meist in Reihen angeordnet und so orientiert, daß sie die Fortsetzung des Leitgewebes

1) Behrends a. a. O. p. 19.

2) Behrends a. a. O. p. 36.

Die Art und Weise, wie der Zweck als Leitgewebe erfüllt wird, ist verschieden, wir können besonders vier Fälle bei den untersuchten Euphorbiaceen unterscheiden:

I. Der Obturator ist sehr massig entwickelt, er umgibt den ganzen Oberteil der Samenanlage, drängt sich sogar eine kurze Strecke weit zwischen die Integumente und sendet einen besonderen den Pollenschlauch leitenden Zellstrang durch Exostom und Endostom auf den Nucellus. Damit steht in Zusammenhang der Umstand, daß der Nucellus nur in eine verhältnismäßig kurze Spitze verlängert ist; der Embryosack liegt im Nucellargewebe unterhalb der Spitze. Diesen Typus zeigen vor allem die Arten von *Euphorbia*, *Poinsettia*, *Adelia*, *Ricinus*.

II. Der Obturator stellt immerhin noch ein sehr ansehnliches Gewebe dar, erreicht aber nur noch den obersten Teil der Samenanlage. Oben und seitlich sind haarförmige Schläuche, die Oberseite weist eine rinnenförmige Einsenkung auf. Die Obturatorschläuche dringen meist nicht in die Mikropyle ein. Dafür ist aber der Nucellus in eine sehr lange Spitze ausgezogen, die aus der Mikropyle heraustritt und in mehr oder weniger scharfer Krümmung, gegen die Placenta zu, sich in die Rinne fest hineinlegt. Der Embryosack ist tief im Nucellus gelagert, die Nucellusspitze dient hier gleichfalls als Leitorgan für den Pollenschlauch. Diese Form findet sich bei den *Phyllanthus*-arten, ferner bei *Dalechampia*, *Croton*, *Codiaeum*, *Crozophora*.

III. Ein dritter Typus zeigt uns, wie Obturator und Nucellusverlängerung direkt aufeinander zuwachsen. Kommen sie mit ihren Enden miteinander in Berührung, so tritt eine Verzapfung der Zellen ein, die schliesslich zu einem scheinbar einheitlichen Gewebe übergeht, so daß in späteren Stadien die Verwachsungsstelle nur schwer mehr zu finden ist. Diesen Typus zeigt *Manihot*.

IV. Es gibt auch Fälle, wo Obturator und Nucellusspitze nicht mehr direkt in Verbindung treten. Es muß daher wieder ein Gewebe eingeschaltet werden, das den Pollenschlauch durch den Obturator bis zum Nucellus hinführt. Eine solche Einrichtung findet sich bei *Mercurialis annua*, wo das äussere Integument eine grubenförmige Vertiefung zeigt, in welche sich der Obturator hineinschmiegt. Durch die ganze Dicke des äusseren Integuments bis zum Endostom, dessen äussere Grenze die Nucellusspitze erreicht, findet sich ein besonderes Gewebe von langgestreckten reihenweise angeordneten Zellen, die einen förmlichen Leitungsstrang für den Pollenschlauch bilden.

mische Zusammensetzung Behrends neuerdings folgendes angibt: „Die Anilinreaktion zeigt stets Schleimsubstanzen an, es ist wahrscheinlich, daß amyloidartige Stoffe und das Collagen in ihr vorkommen. Auch scheinen Gummi und Zucker und andere Kohlehydrate nicht zu fehlen.“¹⁾

Auch Dalmer stellt sich auf den Standpunkt, den schon Capus vertreten hat, daß das Leitgewebe die Nährstoffe liefere, und zwar geschieht dies durch Sekretion seitens der Epidermiszellen des Griffelkanals. Er fand ferner, daß die Epidermiszellen der Placenta ebenfalls eine schleimige Flüssigkeit sezernieren, in welcher die Pollenschläuche bis zur Mikropyle hinwachsen, und auch das Auftreten von Stärke in den sezernierenden Zellen ist ihm nicht entgangen (bei *Aristolochia Clematitis*, *Citrus aurantium*, *Euph. helioscopia* etc.).

Sezernierende Zellen finden sich bei den Euphorbiaceen nicht bloß auf der Narbe, im Griffel, auf der Placenta, sondern auch im Obturatorgewebe vor, wie schon bei der Beschreibung der einzelnen Obturatoren angegeben worden. Besonders die zu langen Schläuchen ausgewachsenen Zellen, aber auch andere, oft nur papillenartig vorgewölbte Zellen sind dicht mit körnigem Inhalt angefüllt²⁾ oder sie enthalten ölige Stoffe³⁾ (les cellules sont remplies d'une gouttelette d'huile sans granulations, ainsi que dans le *Viola* l'*Euphorbia*); meist sind es Schleimsubstanzen, wie die Reaktion mit Farbstoffen, besonders mit Rutheniumrot, ergab. Auch Stärkekörner fehlen zu Zeiten in manchen Zellen des Obturators nicht (*Euph. helioscopia*). Diese Anhäufung von Nährstoffen wäre ganz unbegreiflich, wenn der Obturator nur eine mechanische Funktion hätte. Damit, daß derselbe auch zur Ernährung des Pollenschlauches dient, steht in Zusammenhang die Tatsache, daß nach erfolgter Befruchtung das Gewebe zu schwinden beginnt; da aber die vom Pollenschlauch nicht mehr benötigten Reservestoffe anderweitig (zum Aufbau des Samens wohl) Verwendung finden, so geschieht dies Schwinden allmählich. Es werden vielleicht die Nährstoffe auf irgend eine Weise der reifenden Samenanlage zugeführt.

Auch die verlängerte Nucellusspitze hat, wie oben bemerkt, die Aufgabe eines Leitungsgewebes, sie muß dieser Aufgabe um so mehr nachkommen, als der Embryosack ziemlich tief in den Nucellus eingelagert ist. („Die Embryosackanlage liegt hier [bei den Euphor-

1) Dalmer a. a. O. pag. 30.

2) Vgl. Botanical Gazette XXV, 1898, pag. 418.

3) Capus a. a. O. pag. 246.

wicklung entsteht ein einheitliches Organ. Dieses schiebt sich als Leitungsgewebe für den Pollenschlauch zwischen Placenta und Nucellus ein. Eine weitere Aufgabe kommt ihm dadurch zu, daß es auch für die Ernährung des Pollenschlauch zu sorgen hat.

Beim reifen Samen (schon beim befruchteten) ist diese Funktion überflüssig geworden, daher schwindet der Obturator nach der Befruchtung allmählich bis auf eine kleine Stelle, wo er entspringt. Dieser wulstförmige Rest des Obturators gehört immer der Placenta an, nie dem Samen.

Der Obturator fehlt keiner der untersuchten Euphorbiaceen.

2. In direkter Korrelation zum Obturator steht der Nucellus. Nucellusspitze und Obturator treten bis nach erfolgter Befruchtung in innigste, meist direkte Verbindung.

Daher ist der Nucellus oft bedeutend verlängert. Teils tritt er mit dem Obturator in innige Berührung, teils verschmilzt er mit ihm völlig. Wo dies nicht der Fall ist, findet sich dazwischen ein eigenes Leitgewebe (Mercurialis).

Nach der Befruchtung, wo er auch als Leitgewebe für den Pollenschlauch gedient hat, schwindet auch die Nucellarverlängerung.

3. An der Basis des Nucellus findet sich meist Nährgewebe; am reifen Samen liegt der Öffnung in der Samenschale, wo vor deren Ausbildung das Gefäßbündel eintrat, eine besondere Verschlussplatte auf.

4. Die Caruncula gehört dem Samen an, findet sich völlig ausgebildet erst am reifen Samen; sie ist entstanden aus dem äußeren Integument und dient zunächst zur Loslösung der Samen von der Placenta. Vielleicht vergrößert sie auch die Kraft, mit der die Samen ausgeschleudert werden. Auch dient sie zur Verbreitung der Samen durch Tiere: Ameisen.

Die vorliegende Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institut zu München unter Leitung des Herrn Professors Dr. K. Goebel ausgeführt.

Für seine mir in liebenswürdigster Weise stets zuteil gewordene Unterstützung, sowie für die Beschaffung des nötigen Materials gestatte ich mir, meinem hochverehrten Lehrer meinen verbindlichsten Dank an dieser Stelle auszusprechen.

wickelten Tracheiden des Centripetalxylems angehört. Diese Struktur des gesamten Stranges ist, meiner Ansicht nach, durch unvollkommene Entwicklung eines ursprünglichen (d. h. bei den Vorfahren der Pflanze vorhandenen) konzentrischen Bündels hervorgerufen worden, wovon das ganze äußere Phloëm und nur ein Teil des äußeren Xylems unterdrückt worden ist.

Allein in diesem Sinne darf man von zwei entgegengesetzt orientierten Bündeln bei *Cephalotaxus* sprechen.

Die ganz verschiedene Zusammensetzung der Stränge, welche wir bei *Cephalotaxus*, beziehungsweise bei den Cycadeen vorfinden, zusammen zu bringen und, wie Verfasserin es tut, miteinander zu vergleichen, kann nur aus einer Verwirrung oder aus einem Mißverständnis der beschriebenen Tatsachen bei *Cephalotaxus* herühren.

Im übrigen würde es mir niemals eingefallen sein, die Struktur des Bündels, z. B. von *E. cephalartos horridus* in derselben Weise wie bei *Cephalotaxus* durch „die Einführung einer Ligula“ zu erklären. An dieser Stelle lasse ich auch die Frage über den morphologischen Wert des Integuments bei diesen Gymnospermen lieber dahingestellt. Dieser kleine Irrtum der Verfasserin beeinflusst aber keineswegs meine allgemeine Wertschätzung der Arbeit.

Kew, England, 2. Dez. 1904.

W. C. Worsdell.

Literatur.

Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen. I. Band. G. Fischer, Jena. Mk. 14.

Hier hat einmal der rechte Mann das rechte Buch geschrieben! Eine moderne Biochemie der Pflanzen kann weder ein Chemiker, noch ein Botaniker schreiben noch ein Tierphysiolog chemischer Richtung — sondern nur ein Gelehrter, der auf allen drei Gebieten zu Hause und erfolgreich tätig ist. Das ist Czapek, und deshalb ist sein Buch ein gutes geworden.

Man kann die Sache von sehr verschiedenen Seiten anpacken, von der historischen, von der kritischen oder der referierenden. Bei einem Gebiete, das mehr oder weniger vorläufig abgeschlossen ist oder das man wenigstens in wesentlichen Teilen übersieht, mag eine kritische Darstellung wohl am Platze sein. Wenn ein kritischer Geist sie verfaßt, wird man sie gern lesen. Aber sie ist doch meist stark einseitig und subjektiv gefärbt und muß es auch sein. Bei Gebieten wie die Biochemie, bei der *παντα παρ*, sind Sammelreferate viel mehr am Platze, denn noch können wir ja nicht übersehen, welche Beobachtung hier wichtig werden kann. Auf die Bedeutung z. B. der Enzyme, der Cholesterine u. a. für den Stoffwechsel der Zelle sind wir erst in neuerer Zeit aufmerksam geworden. Greift man zu einem Handbuche der Art wie das vorliegende, so will man zu allererst wissen, was in dem Kapitel, über das man sich zu orientieren wünscht, überhaupt gearbeitet wurde, nicht was der Autor über die Sache denkt. Man sucht einen Wegweiser zu den Quellen, eine möglichst vollständige Aufzählung der Arbeiten — auch der kleineren — und eine klare Darstellung des Sichergestellten. Ein solches Sammelreferat soll natürlich nicht ein unkritisches Sammelsurium sein, es muß auch mit Kritik geschrieben sein. Aber ein gutes Sammelreferat ist viel wertvoller als eine Darstellung der Ansichten des Autors.

So hat Czapek die Aufgabe aufgefaßt. Er hält mit seiner Ansicht zurück und läßt zunächst die Arbeiten für sich selbst sprechen. Wo nötig, spricht er sich, nachdem er über eine Arbeit referiert hat, auch gelegentlich kritisch aus, aber nur dort, wo es eben nötig ist. Das ganze Buch ist eine Serie ausgezeichnete Sammelreferate, aus einem gemeinsamen Gesichtspunkte verfaßt.

Durchmustert man die einzelnen Kapitel, so fällt zunächst die große Gleichmäßigkeit in der Bearbeitung auf. Der Verf. hat alle Abschnitte mit der gleichen Ausführlichkeit behandelt und sich nicht von Liebhabereien leiten lassen. Ganz besonders aber ist hervorzuheben, daß mit einem bewundernswürdigen Fleiße das gesamte Tatsachenmaterial, was dem Verf. erreichbar war, zusammengetragen wurde. Das gilt allerdings mit einigen Einschränkungen. So sind die pharmazeutischen Journale des Auslandes (z. B. Frankreichs und Amerikas) nicht ganz vollständig berücksichtigt und die ältere Literatur, etwa vor Berzelius, wenig oder gar nicht. Das erstere mag daher rühren, daß es bei der starken Zersplitterung der Literatur über phytochemische Fragen schwer ist alles zu finden. Aber in der Literatur vor Berzelius ist doch gar manches enthalten, was man der

Vergessenheit entreißen sollte. Csappek steht aber mit beiden Beinen in der Moderne. Nun — das ist auch ein Standpunkt.

Ich habe im Laufe der letzten Wochen das Buch fast täglich aufgeschlagen, aber in nahezu allen Fällen Antwort erhalten.

Merkwürdigerweise sind, obwohl gerade das schwierige Kapitel Chlorophyll sehr ausführlich und klar behandelt ist, nirgends korrekte Angaben über das Absorptionsspektrum des Chlorophylls, d. h. eines Blattauszuges unmittelbar nach der Extraktion zu finden, die sich auf die neuen Ermittlungen stützen. Ich will daher im folgenden die Resultate der letzteren in einer Tabelle und einem Resumé zusammenstellen.

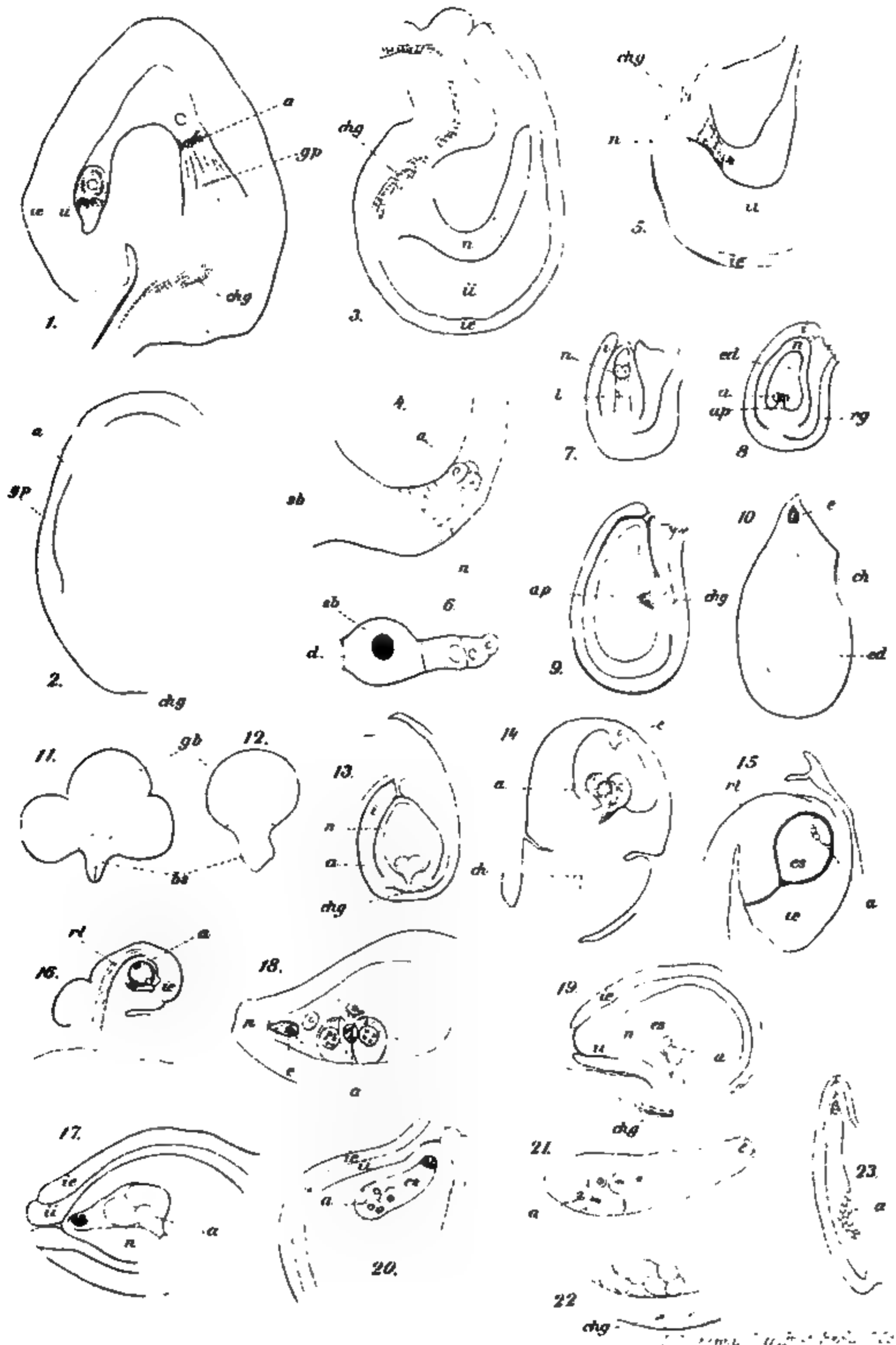
	I	II	III	IV	1	2	3	V	(1)
Chloro- phyll	670—640	620—600	583—560	535—527	—	—	—	425—398	—
(Xantho-) Carotin	—	—	—	—	487—470	457—439	429—417	—	—
Xantho- phyll	—	—	—	—	—	—	—	—	End- absorption des Ultra- violett

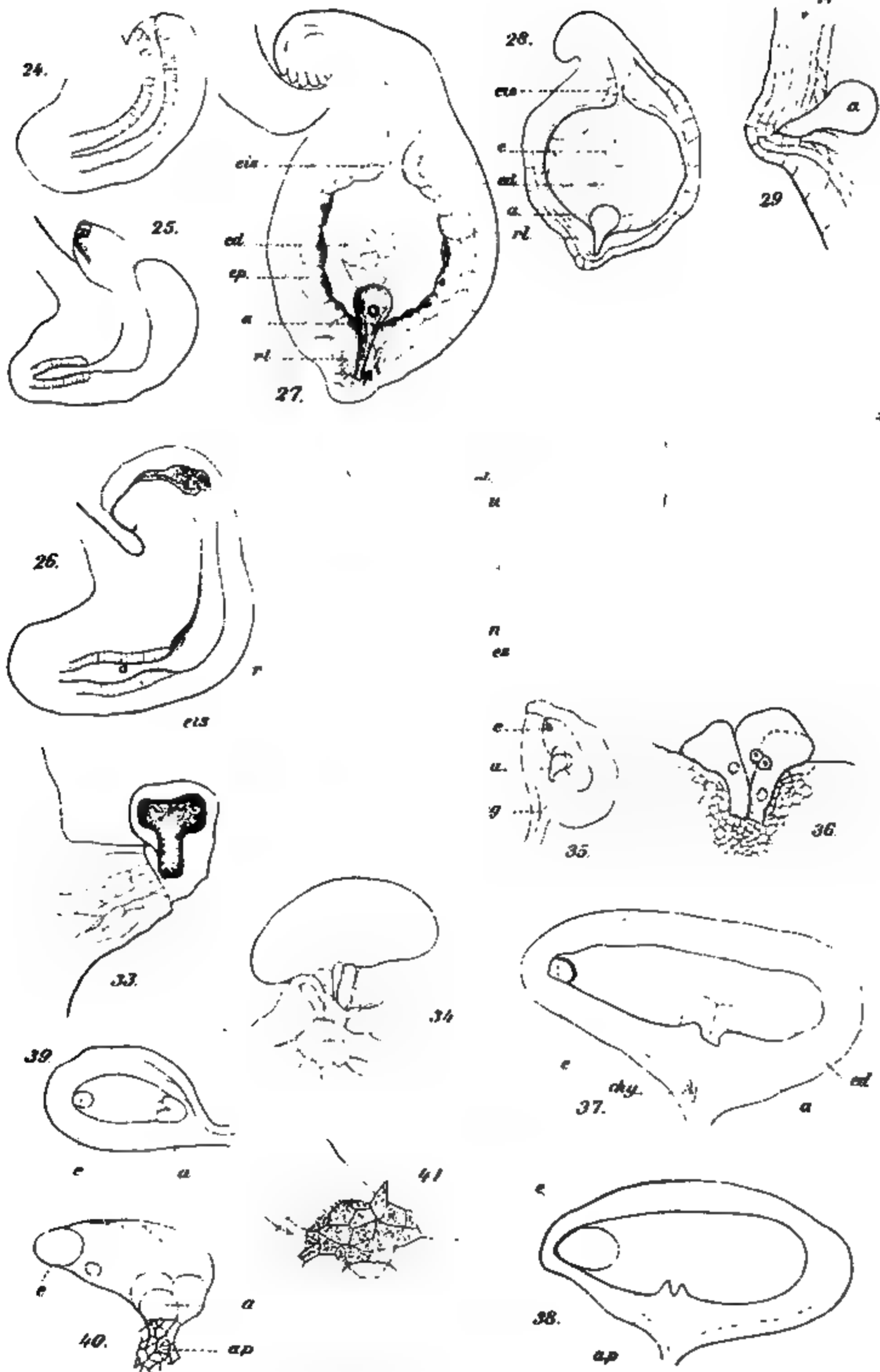
Chlorophyll. Zuerst erscheint das Band V des Chlorophylls. Dasselbe ist noch in einer außerordentlich verdünnten, bereits farblos erscheinenden Lösung sichtbar, aber nur mit Hilfe des Quarzspektrographen sichtbar zu machen. Ohne diesen erscheint es als Endabsorption. Es stimmt in seiner Lage mit dem Soret-schen Blutbande überein. (Tschirch, Ber. d. bot. Ges. 1896.) Es bestätigt auf spektralanalytischem Wege die auf chemischem ermittelte Zusammengehörigkeit von Chlorophyll und Blutfarbstoff. Bei steigender Schichtendicke dehnt es sich nach beiden Seiten aus und liegt schliefalich zwischen G und M (Mitte: HK). Sobald die Lösung lichtgrün ist, erscheint Band I, das dunkelste der Bänder der weniger brechbaren Spektrumahälfte, und bei steigender Schichtendicke dann Band II und III, die etwa gleich dunkel sind. Erst sehr viel später tritt dann Band IV hervor, das schmal und sehr matt ist. Es gehört nicht Verunreinigungen an, denn es ist auch im Blattspektrum sichtbar (Tschirch, Unters. über das Chlorophyll 1884 Taf. 3 Fig. 35).

Xanthophyll: Zeigt nur langsam nach Rot vorrückende Endabsorption des Ultraviolett, die aber schon in sehr verdünnter Lösung hervortritt (mit dem Quarzspektrographen bis T verfolgt).

(Xantho-)Carotin: Die Bänder sind schon in sehr verdünnter Lösung sichtbar, ganz deutlich aber auch nur mit dem Quarzspektrographen zu machen. Band 1 ist das dunkelste, etwa ebenso dunkel oder wenig heller ist 2 (bisweilen erscheint umgekehrt 2 dunkler als 1), beträchtlich matter ist 3. Sie fließen bei Erhöhung der Schichtendicke bald zu einem breiten Bande zusammen.

Da, wenn Band I des Chlorophylls erscheint, Band V und die Endabsorption (1) des Xanthophylls schon stark nach Roth über G hinaus verbreitert sind, greifen sie über Band 2 und 3 des Xantho-Carotins hinüber. Von ca. 450 an liegen also gegen das Ultraviolett hin 3 Spektren übereinander. Im Blatt-spektrum erscheint daher außer den Chlorophyllbändern in der weniger brech-baren Spektrumahälfte nur Band 1 des Xanthocarotins deutlich.





Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Boragineen und Solaneen.

Von Wilh. Maller.

Mit 11 Figuren im Text.

Die Blütenstände der Boragineen, nach Schumann der Kürze halber als Boragoïde bezeichnet, waren seit Mitte des vorigen Jahrhunderts wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen. Verschiedene Autoren suchten die Natur dieser Inflorescenzen zu erklären. Die vielen bisher veröffentlichten Arbeiten vermochten aber eine Einigung in dieser Frage nicht herbeizuführen. Der Grund hiefür liegt in der Verschiedenheit der Gesichtspunkte, unter welchen die einzelnen Forscher an die Aufgabe herantraten. Ein grosser Teil von Autoren, die Gruppe der „vergleichenden Morphologen“, welcher ausschliesslich oder doch vorwiegend aus dem fertigen Zustande den morphologischen Wert der Boragoïde zu erklären sucht, hält daran fest, dass dieselben einen speziellen Fall der echten Wickel darstellen¹⁾; diejenigen Autoren dagegen, welche neben dem fertigen Zustande den ganzen Entwicklungsgang der Boragineeninflorescenzen verfolgen, betrachten dieselben der Hauptsache nach als monopodial verzweigte, dorsiventrale Organe. Beide Ansichten stehen sich indes nicht schroff gegenüber; sie werden vermittelt durch die Annahme der Ontogenetiker, dass die Boragineeninflorescenzen im Laufe der Stammesgeschichte aus echten Wickeln hervorgegangen sind.

Für die Wickelnatur der Boragoïde treten ein de Candolle, die Brüder L. und A. Bravais, Wydler, Döll, Wretschko, Eichler, Warming, Pedersen, Kaufmann, Hieronymus, Urban, Čelakovsky, Schumann und Muth, während Turpin, Schleiden und Goebel diesen Inflorescenzen ganz oder teilweise die monopodiale Entwicklungsweise zuschreiben. Kraus unterscheidet zwei Entwicklungstypen: die nackten Wickel von *Myosotis* und *Heliotropium* seien Monopodien; dagegen seien die Inflorescenzen von *Omphalodes* und alle beblätterten Wickel dichotomisch angelegte Sympodien.

1) Nach der Ansicht Schumanns würden sich die Boragoïde von den echten Wickeln dadurch unterscheiden, dass ihre Entwicklung nicht in der gewöhnlichen Weise der ersteren, sondern durch dichotomische Gabelung der Inflorescenzspitze erfolge. Der eine Gabelast entwickle sich zur Blüte, der andere bilde die Fortsetzung der Achse.

Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Goebel, für die Anleitung bei der Anfertigung vorliegender Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Entwicklung der Boragineeninflorescenzen.

Tiaridium Lehm.

Tiaridium indicum (*Heliotropium indicum* L.), eines der häufigsten tropischen Unkräuter, bildet nach den Angaben M. Gürkes in Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien¹⁾ den einzigen Repräsentanten der Untersektion *Tiaridium* aus der sehr artenreichen Gattung *Heliotropium*, welche letztere in ihrem vegetativen Aufbau den übrigen Boragineen viel ähnelt, im Bau der Fruchtknoten, sowie in der Entwicklung der Samen und Früchte jedoch in mancher Hinsicht von diesen sich unterscheidet.

Tiaridium indicum ist eine perennierende Pflanze. An jungen Exemplaren besitzen die untersten Blätter dekussierte Blattstellung am Stengel, eine Erscheinung, welche bereits Wydler²⁾ angeführt hat. Solche gegenständige Blattstellung findet man übrigens bei den untersten Blättern verschiedener Boragineengattungen³⁾. Bei *Tiaridium indicum* sind indes die beiden in gleicher Höhe des Stengels stehenden Blätter eines Blattpaares von ungleicher Größe; stets ist das eine kleiner als das andere, und dieser Unterschied bleibt auch während des Heranwachsens der Blätter im gleichen Verhältnisse bestehen. Demnach scheinen die einander gegenüberstehenden Blätter ungleiches Alter zu besitzen. Weiterhin wird in einem älteren Entwicklungsstadium der Pflanze das kleinere der beiden Blätter um eine kurze Strecke am Stengel emporgehoben, so daß auch für die ersten anormal gestellten Stengelblätter nachträglich die normale Wechselständigkeit der Blattstellung herbeigeführt wird. Weiter aufwärts am Stengel ist die Anordnung der Blätter um die Sprossachse von Anfang an eine wechselständige.

Was die Entwicklung der Inflorescenzen von *Tiaridium* betrifft, so behauptet Wydler, der Hauptspross der Pflanze schliesse mit einer Gipfelblüte ab, neben welcher eine einfache, reichblütige Ährenwickel hervorsprosse, die einem geschwundenen Tragblatt angehöre,

1) A. Engler und K. Prantl, Die natürl. Pflanzenf. Boraginaceae, bearbeitet von M. Gürke IV. 3a pag. 96.

2) H. Wydler, Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. Pringsh. Jahrb. XI. pag. 363.

3) A. Engler und K. Prantl, a. a. O. pag. 78.

Wir sehen in diesen beiden Abbildungen, besonders der letzteren, eine dicke kontinuierliche Blütenstandsachse (*A*), deren Spitze mit einem ansehnlichen Vegetationskegel (*V*) abschließt. Die Blüten stehen, wie dies bei Boragineen in der Regel der Fall ist, in zickzackförmiger Anordnung auf der Oberseite dieser Achse. Sie sind in den reichblütigen Inflorescenzen von *Tiaridium* ziemlich dicht gedrängt. Die jüngste Blütenanlage (*I*) ist eben erst als schwacher Höcker auf der linken Seite des Vegetationskegels bemerkbar, während die nächst älteren (*II* bis *VI*) z. T. schon mehrere Kelchblätter entwickelt haben.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1. Ende einer in der Entwicklung bereits vorgeschrittenen Inflorescenz von *Tiaridium indicum*, seitlich von oben. *V* Vegetationspunkt der Inflorescenz; *A* Inflorescenzachse; *I* bis *VI* Blütenknospen; zur linken Blütenreihe gehören die Blütenhöcker *V*, *III* und *I*, zur rechten die Höcker *VI*, *IV* und *II*. Der letztere (in der Figur nicht bezeichnet, weil er durch das erste Kelchblatt *s*₁ nahezu vollkommen verdeckt ist) ist durch die Präparation etwas auf die linke Seite verschoben; *s*₁ bis *s*₆ Kelchblätter.

Fig. 2. Dieselbe Inflorescenzspitze von unten gesehen.

Die Fig. 1 zeigt uns namentlich zwei Tatsachen deutlich, einmal den ansehnlichen Größenunterschied zwischen dem Vegetationskegel und der jüngsten Blütenanlage, die eben erst als seitliche Ausgliederung aus ersterem entsteht, während dieser — wie aus der Abbildung ersichtlich ist — noch die Blüte *VI* an Massigkeit übertrifft und dadurch an dem monopodialen Charakter der Inflorescenz keinen Zweifel aufkommen läßt; dann tritt aber auch die dorsiventrale Natur des Blütenstandes und insbesondere seiner Spitze klar hervor. Die Blütenknospe *I* wird von Anfang an gegen die Oberseite der Inflorescenzachse hin am Vegetationspunkt ausgegliedert, eine Erscheinung, die Goebel in seiner oben erwähnten umfangreichen Arbeit für sämtliche Boragoide angibt. Schumann bestreitet diese dorsiventrale Beschaffenheit des

achse versorgende Gefäßbündel verläuft im ventralen Teil derselben und bleibt meist unverzweigt. Die Blüten werden durch eigene im dorsalen Teil der Inflorescenzachse verlaufende Gefäßbündel versorgt. Ihre Anordnung ist in sehr jugendlichen Entwicklungsstadien eine charakteristische. Hellt man eine noch sehr junge Inflorescenz von *Tiaridium indicum* genügend auf, so sieht man auf der rechten wie auch auf der linken Seite derselben mehrere einander parallel verlaufende Leitbündel, von denen ein jedes je mehrere Blüten derselben Seite, d. h. der gleichen Blütenreihe, versorgt. Auch diese Erscheinung spricht ganz für die monopodiale Entwicklung der *Tiaridium*-inflorescenz; die Leitbündel geben nicht, wie dies der Fall sein würde, wenn die Inflorescenz eine Wickel wäre, abwechselnd nach den aufeinander folgenden Blüten der rechten und linken Blütenreihe Verzweigungen ab.

Warming, der die Wickeltheorie und zugleich auch die Dichotomietheorie für die Boragineeninflorescenzen nachdrücklich zu verteidigen sucht, konnte natürlich der auffallende Größenunterschied zwischen der jüngsten Blütenknospe und dem Vegetationskegel ebensowenig entgehen: „Paa den anden Side slaar Forgreningen over i en Pseudo-Sideknopdannelse . . . det smukkeste Exempel derpaa har jeg fundet hos *Tiaridium indicum*.“¹⁾ Er ist indes so überzeugt von seiner Theorie, daß er die Inflorescenz von *Tiaridium* nicht das nennen kann, was sie ist, nämlich ein Monopodium, sondern sie ist nach seiner Auffassung eine Wickel, bei welcher durch bevorzugte Entwicklung der einen Seite die dichotomische Verzweigung in eine „pseudomonopodiale“ überschlägt. So sagt er im Hinblick auf Fig. 26²⁾: „Her at betragte g og P som to Søsterknopper, opstaaede ved lige Deling af en fælles Moder, er dog en Umuglighed. Per Moderen, ger Datteren. For den umiddelbare Betragtning er det en lige saa ægte monopodial Forgrening som hos *Utricularia*; men for den Betragtning, der haa Sviklen og dens Udvikling hos de andre *Asperifoliæ* i frisk Minde, er det en pseudomonopodial Forgrening — en dichotomisk Forgrening, der ved den ene Sides fremskyndede og paafaldende Udvikling slaar over i et Pseudomonopodium.“

Die Ausgliederung neuer Blütenanlagen am Vegetationskegel erfolgt bei vorgeschrittenen Inflorescenzen in langsamer Aufeinanderfolge. Die abgetrennten Knospen erfahren dagegen lebhaftes Wachstum,

1) E. Warming, a. a. O. pag. 102.

2) E. Warming, a. a. O. pag. 103.

Reichblütigkeit und dichten Blütenanordnung der *Tiaridium*inflorescenzen nicht in Abrede zu stellen. Indes soll später an anderen Beispielen gezeigt werden, daß dieser Grund nicht allein ausschlaggebend ist.

Muth¹⁾ untersuchte die Kelchblattanlage bei *Symphytum officinale*. Er unterscheidet hier vier Fälle: „1. die Terminalblüte des Doppelboragoïds; 2. die beiden ersten seitlichen Blüten; 3. die Blüten rechts von der das Einzelboragoïd halbierenden Ebene; 4. die Blüten links von dieser Ebene“.

Eine Terminalblüte ist bei *Tiaridium indicum* nicht vorhanden. Was die erste Blüte eines Einzelboragoïds betrifft, so konnte ich bei dieser Pflanze keinen Unterschied gegenüber den übrigen Blüten desselben konstatieren. Muth dagegen sagt (pag. 88): „Hier (bei den ersten seitlichen Blüten von S. o.) sah ich bei den Präparaten der unteren terminalen Seitensprosse s_1 stets hinten an der Achse entstehen, was bei den räumlichen Verhältnissen leicht erklärlich ist.“ Nur in zwei Fällen, die gegenüber der gewöhnlichen Anordnung der Blüten an *Tiaridium*inflorescenzen eine abnorme Stellung der ersten Blüte zeigten (s. u. pag. 395) wäre eine solche Abweichung vom gewöhnlichen Schema denkbar.

Die Inflorescenzachse und die Kelchblätter der älteren Blüten von *Tiaridium indicum* sind mit einzelligen Haaren ziemlich dicht besetzt. Einige solcher Haarbildungen sind in den beiden ersten Figuren gezeichnet. Sie gehören dem Typus der Striegel- oder Borstenhaare an. Bis zu einiger Entfernung von der Spitze ist die Inflorescenzachse außerdem reichlich mit secernierenden Drüsen- oder Köpfchenhaaren ausgerüstet.

Nach Besprechung der Beobachtungen, die an in der Entwicklung vorgeschrittenen Inflorescenzen gemacht wurden, will ich nun auf die ersten Entwicklungsstadien des Blütenstandes von *Tiaridium indicum* näher eingehen.

Am Grunde des Blütenstandes stehen die beiden seitlichen Vorblätter. Dieselben sind auf gleicher Höhe der Sprossachse inseriert, besitzen jedoch ungleiches Alter und dementsprechend auch ungleiche Gröfse. In der Regel ist das linke (die Inflorescenz von vorn betrachtet) das gröfsere. Doch kommen nicht selten Fälle vor, wo das rechte Vorblatt das linke an Gröfse übertrifft. Ähnliche Beobachtungen machte Muth²⁾ bei *Symphytum officinale*. Ferner ist jedes

1) Fr. Muth, a. a. O. pag. 86--94.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 62.

tationskegel *V* senkrecht nach oben gewölbt, auf dem durch die Präparation zum Teil hervorgedrückten Sprossgewebe ruhend. Auf der zur Oberseite der Inflorescenz werdenden Seite (in der Abbildung oben) ist am Vegetationskegel bereits eine schwache Hervorwölbung (*I*) zu bemerken, welche durch eine seichte, aber deutlich sichtbare Furche von diesem sich abhebt. Dieser Höcker bezeichnet die eben stattfindende Ausgliederung der ersten Blütenknospe. Dieselbe liegt bei der abgebildeten Inflorescenz auf der linken Oberseite der Inflorescenzachse; indes findet das nicht immer statt, insofern ich eine grössere Anzahl von Inflorescenzen beobachtete, bei welchen der erste Blütenhöcker auf der rechten Oberseite der Inflorescenz sich entwickelte. Nur zwei der zahlreichen untersuchten Blütenstände, von denen der eine in Fig. 5 zur Darstellung gebracht ist, zeigten ein von dieser

Entwicklungsweise abweichendes Verhalten, insofern als hier die älteste Blütenanlage (in der Abbildung mit *IV* bezeichnet) nicht gegen die Aufsenseite hin, sondern mehr gegen die Mitte zu auf der Oberseite der

Blütenstandsachse inseriert war, während erst mit der Blütenknospe *III* (der zweitältesten der Inflorescenz) die regelmässige Zickzackanordnung der Blüten begann. Eine Differenzierung der ältesten Blütenanlage war in diesen beiden Fällen noch nicht eingetreten. Es konnte deshalb nicht konstatiert werden, auf welcher Seite die Kelchspirale beginnt, ob das erste Kelchblatt, wie gewöhnlich, auf der Aufsenseite des Blütenhöckers nach hinten, oder vielmehr, was nach den Muth'schen Angaben über *Symphytum officinale* (s. o. pag. 393) auch hier zutreffen könnte, auf der Hinterseite der Blüte entwickelt wird.

Die Einkrümmung des Vegetationspunktes ist in Fig. 4 noch nicht deutlich zu erkennen; doch kommt diese in einem nur sehr wenig älteren Stadium auch bei Betrachtung der Inflorescenz von vorn klar zum Ausdruck. In Fig. 5, wo bereits vier Blüten angelegt sind, und die Abzweigung der fünften auf der rechten Seite des Vegetationskegels (die Inflorescenz von vorn betrachtet) all-



Fig. 6. Junge Inflorescenz von *Tiaridium indicum* von der Seite.

V Inflorescenzvegetationspunkt, deutlich nach unten eingekrümmt; *d* dorsales Blättchen mit der Achselknospe *a*, welche letztere sich in der Folge zu einer Seiteninflorescenz entwickeln würde.

gaben: „Ein Punkt von Wichtigkeit ist von den Ontogenetikern, welche die Wickel der Boragineen entwicklungsgeschichtlich studierten, gänzlich unbeachtet geblieben. Was wird denn aus dem ›Vegetationspunkt‹, wenn die Wickel zum Abschlufs kommt? Den Abschlufs der reichblütigen und lange fortwachsenden Wickeln von *Myosotis silvatica*, *Asperugo* usw. konnte ich bis jetzt (Ende Mai) noch nicht beobachten, wohl aber den der armlütigen Wickeln von *Myosotis sparsiflora*. Ende Mai fand ich bei dieser keine Spur eines ›Vegetationspunktes‹ wie an den reichblütigen Wickeln, sondern nur eine letzte, noch sehr junge (nur den Kelch angelegt habende) Blütenanlage. An ganz entwickelten Wickeln der genannten *Myosotis* (auch an entwickelten armlütigen Wickeln von *Pulmonaria officinalis*) findet sich eine Spur des ›Vegetationspunktes‹ ebensowenig. Für eine Beobachtung früherer Wickelzustände war es Ende Mai schon zu spät, doch gleichviel: entweder hat sich die Wickel monopodial wie immer entwickelt und dann hat sich der ›Vegetationspunkt‹ ganz in die letzte Blütenanlage umgewandelt, oder es findet bei *Myosotis sparsiflora* die gemächlichere pleiopodiale Entwicklung statt. Beides wäre aber ein weiterer Beleg für die Richtigkeit der hier dargelegten Auffassung.“

Goebel¹⁾ bemerkt zu dieser Frage: „Es ist eine sehr verbreitete Erscheinung, daß am Vegetationspunkt mehr Zweiganlagen entstehen, als später zur Entfaltung kommen. Dieselben verkümmern entweder sofort, oder sie bleiben in einem entwicklungsfähigen Zustand auf früher Stufe der Entwicklung stehen. Den erstgenannten Vorgang treffen wir besonders bei den Inflorescenzen: einigermaßen reichblütige Inflorescenzen, wie z. B. die der Boragineen, vieler Labiaten etc., zeigen ganz regelmäfsig, daß die letztgebildeten Blüten nicht mehr zur Entfaltung gelangen, sondern verkümmern. Es ist dies bei den Inflorescenzen der Solaneen und Boragineen oft mit Blüten der Fall, in welchen Kelch, Blumenkrone, Staub- und Fruchtblätter schon angelegt sind.“

Bei den reichblütigen Inflorescenzen von *Tiaridium indicum* machte ich eine den Angaben Goebels vollkommen entsprechende Wahrnehmung. Es verkümmert der Inflorescenzvegetationspunkt, welcher auch dann noch deutlich als solcher zu erkennen ist, zugleich mit den letzten drei bis vier Blütenanlagen.

1) K. Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorg. Breslau 1883, (Sohrens Handbuch der Botanik III, 1) pag. 200.

in folgende Worte zusammen: „Die nackten Wickel von *Heliotropium* und *Myosotis*, wenigstens an kräftig wachsenden Knospen, sind Monopodien. Ein dickspatelförmiger Vegetationspunkt entwickelt auf seiner Oberseite alternierend zwei Reihen von Blütenachsen.“ Die schwachen Triebe der (unter 1) genannten Pflanzen, führt er dagegen weiter unten an, könnten sich vielleicht dichotomisch entwickeln.

Goebel¹⁾ vertritt die Ansicht, daß auch diese letzteren durch monopodiale Verzweigung zustande kommen; nur wird hier die Größendifferenz zwischen dem Vegetationspunkt und der jüngsten Blütenknospe naturgemäfs geringer sein als bei günstigerer Entwicklung.

Warming²⁾ beobachtete in den meisten Fällen dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze; doch fände sich bisweilen eine Annäherung an seitliche Verzweigung. Im folgenden seien die Ergebnisse meiner Beobachtungen kurz zusammengefaßt.

Bei *Heliotropium europaeum* sind die Verhältnisse ähnliche wie bei *Tiaridium*. Die Blüten stehen wie bei dieser Pflanze von Anfang an auf der Oberseite einer dicken fleischigen Inflorescenzachse. Die Spitze derselben ist auch hier ziemlich massig und übertrifft die jüngsten Blütenanlagen bedeutend an Gröfse. Erst die vierte oder fünfte Blütenknospe (von der Spitze aus gerechnet) kommt dem Vegetationspunkt an Gröfse und Volumen gleich. Der dorsiventral-monopodiale Charakter des Blütenstandes unterliegt somit auch hier keinem Zweifel. Ebenso ist bei älteren Inflorescenzen die Entwicklung eine rein monopodiale.

An jungen Pflanzenindividuen von *Heliotropium peruvianum*, welches infolge des Vanillegeruches seiner Blüten vielfach in unseren Gärten unter dem Namen *Heliotrop* kultiviert wird, bleibt der Vegetationskegel der Inflorescenz an Gröfse hinter demjenigen von *Heliotropium europaeum* etwas zurück. Die Entwicklung ist aber immerhin noch eine ausgesprochen monopodiale. Ebenso ist bei dem Entwicklungsabschluß der Inflorescenz der Vegetationspunkt als solcher noch deutlich zu erkennen und vertrocknet, und von einer sympodialen Entwicklung des Blütenstandes mithin keine Rede.

Ganz andere Verhältnisse treffen wir dagegen bei alten Exemplaren der gleichen Pflanze an. Ich untersuchte junge Inflorescenzen von bereits mehrere Jahre alten Pflanzenstöcken von *H. peruvianum*. An diesen war eine auffallende Hinneigung zur dichotomischen Verzweigung der Sproßspitze wahrzunehmen, z. T. eine solche bereits

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse a. a. O. pag. 412.

2) E. Warming, a. a. O. pag. 102.

rimum Sims. Meine Beobachtungen führten bei beiden Arten in der Hauptsache zum gleichen Resultate. Der Vegetationskegel an der Spitze der Inflorescenz ist auch hier verhältnismäßig massig und übertrifft die jüngste Blütenanlage mehrmals an Grösse. Die Verbreiterung der Blütenhöcker erfolgt bei *Symphytum* ebenso wie bei den oben untersuchten *Heliotropium*-arten sehr rasch, so daß schon kurz nach Anlage der Blütenknospe, etwa bei der zweit- oder drittjüngsten Knospe, die Grösse des Vegetationspunktes erreicht ist. Die Fig. 8



Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 8. Ende einer jungen Inflorescenz von *Symphytum tuberosum* von oben gesehen. V Vegetationspunkt; I bis VI aufeinander folgende Blütenknospen.
Fig. 9. Spitze einer noch jüngeren Inflorescenz derselben Pflanze von der Seite. V Inflorescenzvegetationspunkt; I bis IV aufeinander folgende Blütenhöcker.

zeigt das Ende einer jungen Inflorescenz von *S. tuberosum* in der Oberansicht; in Fig. 9 ist die Spitze einer anderen in noch früherem Entwicklungsstadium sich befindenden Inflorescenz der gleichen Art von der Seite dargestellt. In beiden Fällen tritt die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes deutlich hervor. In Vergleichung dieser beiden Abbildungen mit den von Goebel über *S. officinale*¹⁾ und *S. asperrimum*²⁾ veröffentlichten ist ersichtlich, daß die Inflorescenzen sämtlicher *Symphytum*-arten im wesentlichen die gleichen Verhältnisse zeigen.

Von *S. tuberosum* wurden auch Enden alter Inflorescenzen untersucht. Es zeigte sich, daß auch hier die letzten Blüten samt dem

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse n. n. O. (Fig 32).

2) K. Goebel, Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoide. *Flora* 1902, pag. 255—263.

Flora 1905.

Vegetationspunkt infolge Vertrocknens zugrunde gehen.¹⁾ Da eine Weiterentwicklung der zuletzt ausgegliederten Blütenanlagen nicht mehr erfolgt, so tritt das Größenverhältnis zwischen dem Vegetationskegel und den letzt abgezweigten Blütenhöckern fast noch deutlicher hervor, als dies im jugendlichen Stadium der kräftigsten Entwicklung der Fall ist.

Mit der Gattung *Symphytum* haben sich verschiedene Autoren befaßt, und wir wollen nun deren Befunde mit den obigen Resultaten vergleichen.

Goebel²⁾ stellte in seiner schon wiederholt citierten umfangreichen Arbeit „Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse“ bei den Inflorescenzen von *S. officinale* monopodiale Entwicklung fest.

Warming³⁾ hat *S. asperrimum* zur Untersuchung gewählt. Er gibt zwar auf Seite 102 an, echte dichotomische Teilung der Inflorescenzspitze beobachtet zu haben: „Ogsaa her finder utvivlsomt kløvning Sted. Betragtes knop IV og V (F. 16 T. VIII kvastens venstre Side), vil man se, at de omtrent ere lige store, og Dalen mellem dem ligger i Midtlinien af den Cellemasse, som de tilsammen danne. Paa højre Side er der mere Forskjel, og her er den nedre knop V, større end IV, et Forhold, der maaske dog bør opfattes som hid ført ved, at V er i Færd med at gjøre de første Skridt til kløvningen, idet den tager til i Volumen i en Retning lodret paa Delingsplanet“. Aber trotz seines Bestrebens die Wickelnatur der Boragineeninflorescenz an der Hand möglichst zahlreicher Beispiele nachzuweisen, gibt er an anderer Stelle die Ungleichheit der beiden „Teilprodukte“ zu. So schreibt er weiter unten an einer schon bei *Tiaridium indicum* citierten Stelle (s. o. pag. 391!): „Paa den anden Side slaar Forgrevningen over i en Pseudo-Sideknopdannelse. . . . Allerede hos *Symphytum* kan der findes Tilløb hertil; det smukkeste Exempel derpaa etc.“. Warming findet aber seiner Theorie zuliebe nur einen Übergang zu einer „Pseudo-Sideknopdannelse“ und zwar diesen nur in einigen Fällen, während nach Goebels Angaben und auch meinen eigenen Untersuchungen die Entwicklung des Blütenstandes von *S. asperrimum* stets deutlich monopodial ist, ebenso wie die von *S. officinale* und *S. tuberosum*, vorausgesetzt, daß die Entwicklung der Pflanze eine nicht zu schwächliche ist.

1) Bei *S. officinale* findet das gleiche Verhalten statt, was Goebel bereits in seiner Abhandlung „Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse“ angibt

2) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O. pag. 411.

3) E. Warming, Forgreningsforhold hos Fanerogamerne, a. a. O.

Warmings Ansicht hatte schon Kaufmann¹⁾ ausgesprochen. Derselbe überzeugte sich nach seinen Angaben, daß „die Entwicklung der cymes scorpioïdes von *Symphytum peregrinum* durch wiederholte Dichotomie des Scheitels einer Axillarknospe erfolge“. Es ist aber nicht sehr wahrscheinlich, daß hier gegenüber den anderen *Symphytum*-arten ein abweichendes Verhalten in der Entwicklung der Blütenstände stattfinden sollte. Ähnliche Beobachtungen wie Warming und Kaufmann machten Pedersen²⁾ und Schumann.³⁾

Čelakovsky,⁴⁾ der, wie bereits oben erwähnt, aufs nachdrücklichste die sympodiale Natur der Boragineeninflorescenz verteidigt, kann allerdings nicht umhin, für *S. officinale* die von Goebel angegebenen entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen als vollkommen richtig anzuerkennen. Gleichwohl gibt er aber die monopodiale Entwicklung der *Symphytuminflorescenz* nicht zu, sondern sucht auch hier den Wickelcharakter zu beweisen, indem er pag. 367 schreibt: „Wenn aber der Vegetationspunkt so mächtig erscheint wie bei *Symphytum* (Goebel) oder gar bei *Klugia* oder *Urtica*, wo ebenfalls Wickeln vorliegen, so muß man wohl annehmen, daß der Vegetationspunkt bereits mehrere konsekutive Sprossanlagen in sich enthalte, deren Anlegung noch mehr beschleunigt worden, so daß eine Art Prolepsis der Sprossanlagen im Vegetationspunkt stattfindet“. Es ist dies eine Anschauung, die bis zu einem gewissen Grade mit dem Grundprinzip der durchaus irrigen Evolutionstheorie vollständig übereinstimmt⁵⁾. In einer später veröffentlichten Abhandlung⁶⁾ sagt er: „Die für die Boragineenwickel überhaupt typische Entwicklungsweise habe ich auch bei *Myosotis palustris*, *Heliotropium peruvianum* und *Symphytum officinale* beobachtet. Bei sehr kräftigem Wachstum der Wickel kommt es aber nach G. Kraus und Goebel bei den genannten Gattungen vor, daß die Blüten deutlich als seitliche Anlagen an einem vorgebildeten Monopodium entstehen (was ich nie gesehen habe, aber nicht im geringsten bezweifle). Es muß aber diese Modifikation des Wachstums jedenfalls aus der gewöhnlichen Entwicklungs-

1) N. Kaufmann, Bot. Zeitg. 1869 pag. 885 (Referat).

2) Pedersen, Botanisk Tidsskrift 1873.

3) K. Schumann, Untersuchungen über das BoragoId, a. a. O.

4) L. Čelakovsky, Über die Blütenwickel der Boragineen. Flora 1880 pag. 363.

5) Vergl. auch K. Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane, a. a. O. pag. 101.

6) L. Čelakovsky, Neue Beiträge zum Verständnis der Boragineenwickel. Flora 1881 pag. 489.

entsprechend geringer sein. Muth scheint seine Versuchspflanzen unter sehr wechselnde, im allgemeinen aber ungünstige Wachstumsbedingungen gebracht zu haben. Was alte Inflorescenzen betrifft, so habe ich bereits auf Seite 401—402 angeführt, daß bei solchen (von *S. tuberosum*) die Größendifferenz fast ebenso deutlich hervortritt als bei jungen Inflorescenzen, und ähnlich sind die Verhältnisse bei *S. officinale* und *S. asperrimum* (nach Goebel), was mit Muths Angaben in direktem Widerspruch steht. Allerdings waren meine Versuchspflanzen unter normal günstigen Bedingungen kultiviert.

Weiter unten (pag. 72) führt Muth aus, daß bei Anlage der Blüten ein Ausgliederungsmodus vorkommt, bei dem der Vegetationspunkt in zwei ungefähr gleiche Hälften geteilt wird. Goebels Ansicht, daß die Angaben über die Dichotomie des Boragineeninflorescenzvegetationspunktes überhaupt auf unvollständiger Beobachtung beruhen, sei infolgedessen nicht richtig. Doch muß auch ich nach meinen Untersuchungen die Ansicht Goebels bezüglich der meisten Boragineengattungen teilen. Von einer echten Dichotomie (im Sinne von Kaufmann) könne aber nach Muths Auffassung auch nicht die Rede sein; denn eine vollkommene Gleichheit der beiden „Teilprodukte“ finde nicht statt und „die Teilung des Vegetationspunktes in zwei ungefähr gleiche Hälften“ werde oft nicht eingehalten; es kämen vielmehr alle Verhältnisse in der GröÙe der „Teilprodukte“ vor. Eine Teilung der Inflorescenzspitze findet aber nicht statt. Das führt auch Goebel¹⁾ in seiner Entgegnung auf Muths Angriffe aus: „... Nur bei Oberansichten macht es den Eindruck, als ob eine ›Teilung‹ des Vegetationspunktes eintreten würde. Die Seitenansichten zeigen, daß die ›Teilung‹ nicht auf die ganze Flanke heruntergeht“. Pag. 261 schreibt Goebel: „Vorausgesetzt nun, daß eine ›Teilung‹ eintreten würde, bei der stets ein Teilstück größer als das andere ist, so würde das letztere als Seitensprossung des ersteren erscheinen, welches als der fortwachsende Vegetationspunkt des Sympodiums betrachtet werden kann. Dies war die Auffassung, zu der ich früher gelangte und die ich auch jetzt wieder bestätigt finde, wenn ich aufgehellte Enden von Boragoïden unter Drehung von allen Seiten her betrachte. Ich fand es nicht bestätigt, daß — wie Muth angibt — eine ›Teilung‹ des Vegetationspunktes des Boragoïds eintritt, wobei die Teilstücke dann zu einzelnen Blüten auswachsen würden. Vielmehr bleiben die Basalstücke der Blüten von Anfang

1) K. Goebel, Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoïds. Flora 1902, pag. 255—263.

Beide Autoren, Schumann sowohl als auch Muth, stimmen nach dem Obigen darin miteinander überein, daß nach ihren Beobachtungen zuweilen eine Abänderung in der Kelchanlage stattfindet, eine Varianz, die ich an keinem der von mir untersuchten Präparate beobachten konnte, indem sich mir immer derselbe Ausgliederungsmodus der Kelchanlage zeigte. Was diesen anlangt, so gibt Muth in den meisten Fällen quincunciale Entstehung der Kelchblätter an, und zwar soll die Kelchspirale vorn beginnen. Nach Schumann findet eine quincunciale Entstehung der Kelchanlage nicht statt, indem die beiden äußeren Kelchblätter zuerst (aber nacheinander) entstehen, während das nach innen gelegene erst an dritter Stelle sich entwickelt.

Nach meinen Beobachtungen ist die Entwicklung des Kelches analog der von *Tiaridium* und *Heliotropium*: s_1 entsteht auf der Außenseite der Blüte und zwar nach hinten, gegen die älteren Inflorescenzteile zu, wie dies auch Goebel angibt (vgl. pag. 392!); s_2 liegt innen, s_3 wiederum aussen, aber nach vorn; s_4 entwickelt sich auf der Hinterseite der Blüte, s_5 auf deren Vorderseite, gegen die Inflorescenzspitze zu.

Die Inflorescenzen sowie die Kelchblätter der älteren Blüten sind bei der Gattung *Symphytum* reichlich mit Striegelhaaren ausgerüstet. Bei *S. tuberosum* zeigen die unteren Teile des Inflorescenzstieles Striegelhaare, die an ihrer Spitze hakenförmig eingekrümmt sind, ähnlich wie solche in Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien für den Kelch mancher *Myosotis*-arten und das Blatt von *Symphytum officinale* beschrieben sind.¹⁾

Myosotis L.

Auch die Gattung *Myosotis* war wiederholt Gegenstand der Untersuchung. Die Resultate der verschiedenen Autoren gehen hier wie bei der eben beschriebenen Gattung z. T. nicht unerheblich auseinander. Kraus²⁾ tritt für die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes von *Myosotis* ein, soweit es sich wenigstens um kräftig ernährte Individuen handelt. Kaufmann³⁾, der von dieser Gattung *M. palustris* genauer untersuchte, betrachtet dagegen die Inflorescenzen derselben ebenso wie die von *Symphytum* als „cymes scorpioïdes“ und gibt echte dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze an. Im gleichen Sinne schreibt Warming⁴⁾: „Vel betragter han de kraftigt

1) A. Engler und K. Prantl, a. a. O. pag. 73.

2) G. Kraus, a. a. O. pag. 121; s. auch o. pag. 398!

3) N. Kaufmann, a. a. O. pag. 885.

4) E. Warming, a. a. O. pag. 104; vgl. auch pag. 102!

voksende Svikler hos *Heliotropium* og *Myosotis* som Monopodier, medens jeg nærmest har fundet dichotomisk anlagte Sympodier“.

Goebel¹⁾ fand seine Ansichten bezüglich der monopodialen Entwicklung des Boragineenblütenstandes insbesondere bei der Gattung *Myosotis* vollauf bestätigt. Er schreibt auf pag. 409: „Am einfachsten und klarsten liegen die Verhältnisse bei *Myosotis* und *Symphytum*. Besonders bei ersterer Pflanze bedarf es keiner durchsichtig machenden Mittel, sondern nur sorgfältiger Präparation und Betrachtung von allen Seiten, um die Verhältnisse zu erkennen. Die vorzugsweise untersuchte Art war *M. hispida*, von der die andern nicht abweichen. Die Inflorescenz ist kein Sympodium, sondern ein Monopodium. Sie besitzt einen fort-dauernd tätigen Vegetationspunkt etc.“ Diese entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen wurden dann auch von Čelakovsky bestätigt (vgl. pag. 403!).

Mit diesen Angaben Goebels stimmen meine Beobachtungen insoweit überein, als auch ich die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes der Gattung *Myosotis* in allen Fällen bestätigt fand. Ich untersuchte zunächst *M. palustris* Roth; den Vegetationspunkt fand ich hier im Verhältnis zu den jüngsten Blütenanlagen viel massiger und gröfser als bei der Gattung *Symphytum*, und dieses Verhältnis zeigte sich mir bei allen präparierten Objekten, wenn ich dieselben von allen Seiten betrachtete; und ich war keineswegs bestrebt, etwa nur kräftige Exemplare auszuwählen. Weniger stark ausgebildet fand ich dagegen die Massigkeit des Vegetationspunktes bei einer anderen Form, einer Varietät von *M. palustris*, dem *M. Rehsteineri*. Aber auch hier hatte der Vegetationspunkt bei allseitiger Betrachtung ansehnlichere Gröfse und bedeutenderes Volumen als die beiden jüngsten Blütenanlagen. Da aber zwischen beiden Arten eine Verschiedenheit in der Quantität der Nahrungszufuhr, scheinbar wenigstens, nicht anzunehmen war, so ist bei *M. Rehsteineri* gegenüber *M. palustris* ein Rückschlag, bzw. ein weniger weit gediehener Fortschritt in der Ausbildung des Monopodiums zu konstatieren.

Von *M. Rehsteineri*, sowie von *M. silvatica* Hoffm. wurden auch alte, am Ende ihrer Entwicklung angelangte Inflorescenzen in Untersuchung genommen. Beide Arten zeigten den oben besprochenen Boragineen ganz entsprechende Verhältnisse: die Spitze der Inflorescenz mit den letzten Blütenanlagen kommt nicht mehr zu voller Entwicklung und vertrocknet; der Vegetationspunkt selbst ist deutlich gröfser als diese letzteren. Wie oben (pag. 396) angeführt, beobachtete Čelakovsky bei *M. sparsiflora* am Ende der Blütenstands-

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O.

entwicklung die Umwandlung des Inflorescenzvegetationspunktes in eine letzte Blüte. Dieses Verhalten scheint in der Armblütigkeit der genannten Art begründet zu sein. (Durch diese Annahme fände auch die geringere Ausbildung des Monopodiums bei *M. Rehsteineri*, welche gegenüber den anderen *Myosotis*-arten eine mit weniger reichblütigen Inflorescenzen ausgestattete Zwergform darstellt, einigermaßen ihre Erklärung.) Die von mir untersuchten *Myosotis*-arten, deren Blütenstände wie die der meisten *Boragineen* ziemlich reichblütig sind, und deren Blüten dichtgedrängt auf der Oberseite der Inflorescenzachse stehen, zeigten nie diese Erscheinung.

Was die Ausgliederung des Kelches anbetrifft, so weichen die von mir untersuchten *Myosotis*-arten in auffallender Weise von den übrigen untersuchten *Boragineen* ab. Das erste Kelchblatt entwickelt sich nämlich immer auf der Außenseite der Blüte nach vorn, an der Stelle, wo bei anderen *Boragineen* s_3 steht. s_2 wird innen angelegt und ist infolge Kontaktwirkung meist aus der Mitte des Blütenhöckers etwas verschoben; s_3 steht außen nach hinten, wo bei anderen *Boragineen* s_1 sich entwickelt. s_4 liegt auf der Vorderseite der Blütenanlage gegen die Inflorescenzspitze zu; s_5 endlich entwickelt sich auf deren Hinterseite gegen die älteren Teile der Inflorescenz hin. Die Kelchspirale ist in beiden Blütenreihen ebenfalls gegenläufig und so kommt es, daß der Verlauf derselben in beiden Reihen entgegengesetzt ist zu dem der übrigen *Boragineen*. Bei diesen verläuft die Kelchspirale auf der rechten Blütenreihe rechtsdrehend (im Sinne des Uhrzeigers), auf der linken Blütenreihe linksdrehend; bei jenen (und wahrscheinlich allen Arten der Gattung *Myosotis*) verläuft die Spirale auf der linken Blütenreihe im Sinne des Uhrzeigers, auf der rechten Reihe im entgegengesetzten Sinne.

Die Inflorescenzen von *M. Rehsteineri* sind fast ganz kahl; nur die Kelchblätter der älteren Blüten tragen vereinzelt kurze einzellige Haare. Bei *M. palustris* und *M. silvatica* beginnt dagegen die Behaarung der Inflorescenzachse schon kurz hinter der Spitze, und die Kelchblätter der älteren Blüten sind dicht mit Trichomen besetzt. Bei *M. silvatica* ist die Basis des Kelches weiterhin mit Haaren bedeckt, deren Spitze ähnlich wie die der am Blütenstandstiele von *Symphytum tuberosum* sitzenden nach abwärts gekrümmt ist.

Mertensia Roth.

Die Inflorescenzen der Gattung *Mertensia*, über die bisher, soviel mir bekannt ist, keine Beobachtungen vorliegen, entwickeln sich eben-

eine sehr beträchtliche. Die zweite Veränderung besteht darin, daß die älteren Blüten sich meist um 90° herüberbiegen, womit die Blütenstiele der beiden Reihen, die vorher in zwei — annähernd — parallelen und auf der Rückenseite senkrechten Ebenen standen, in eine Ebene zu liegen kommen; ein Umstand, der, wie ich glaube, bei der Aufstellung der Wickeltheorie nicht ohne Bedeutung gewesen ist, da er die Stellung der Blüten einigermaßen verwischt. Schon vorher hat sich die Inflorescenzachse durch gesteigertes Wachstum ihrer Bauchseite gerade gestreckt. Dabei sind gewöhnlich die Blüten, welche an der Stelle stehen, wo die Geradestreckung beginnt, zugleich die im Aufblühen begriffenen, eine Erscheinung, die, wie ich glaube, für die Befruchtung der Blüten ebenso zweckmäßig ist, wie jenes Herüberbiegen der älteren Blüten für die Ausstreuerung des Samens¹.

Aus dem Angeführten ist ersichtlich, daß die vorherrschende Entwicklungsweise der *Omphalodes* inflorescenz die monopodiale ist. Der gleichen Ansicht ist auch Warming¹), der bei anderen Boragineen eifrig bestrebt ist, die Wickel- und Dichotomietheorie zu retten. Er schreibt darüber: „... vel benævner han Sviklerne hos *Omphalodes* (og *Solanum nigrum*) »dichotomisk anlagte Sympodier«, medens jeg hyppigere har fundet Sideforgrening². Kraus²), der ebenfalls die *Omphalodes* inflorescenz näher untersuchte, gibt das Gegenteil an. Doch, fährt er weiter unten fort, könne man in manchen Fällen im Zweifel sein, ob nicht die scheinbare Dichotomie durch das Hervortreten einer Seitenachse dicht unter dem Vegetationskegel hervorgebracht sei.

Neben dieser gewöhnlichen monopodialen Entwicklungsweise des Sympodiums aber beobachtete ich bei der gleichen Art und an Individuen, welche unter äußerlich gleichen, günstigen Bedingungen

Fig. 10. Junge Inflorescenz von *Omphalodes linifolia*. Zu beiden Seiten der Terminalblüte *Tb* ist in der Achsel eines jeden Vorblattes je ein Boragoïd zur Entwicklung gelangt; beide Einzelboragoïde verzweigen sich dichotomisch. I erster Blütenhöcker des linken bzw. rechten Einzelboragoïds.

1) E. Warming, a. a. O. pag. 104. — Natürlich verlangt es Warmings Theorie, daß er auch die Inflorescenzen von *Omphalodes* ebenso wie die von *Tiaridium indicum* als »pseudomonopodiale« Sympodien betrachtet.

2) G. Kraus, a. a. O. pag. 121.

Die Entwicklung der Blüten findet bei *O. linifolia* ziemlich rasch statt. Die Kelchblattanlage fand ich des öfteren übereinstimmend mit *Symphytum*. Häufiger zeigte sich jedoch eine scheinbare Drehung der ganzen Kelchspirale, insofern als das erste Kelchblatt zwar auf der Außenseite der Blüte, aber nicht nach hinten, sondern rein seitlich gelegen war, also an der Stelle, die z. B. bei *Symphytum*blüten zwischen s_1 und s_2 liegt. Bei der Terminalblüte scheint, wenigstens in Fig. 10 *Tb*, das erste Kelchblatt auf der Hinterseite gelegen zu sein, die Kelchblätter ebenfalls in quincuncialer Reihenfolge sich zu entwickeln. Ob dies jedoch eine konstante Erscheinung ist, habe ich nicht ermittelt.

Die entwicklungsgeschichtlichen Erscheinungen, wie sie an den obigen Arten geschildert wurden, treffen in der Hauptsache auch für diejenigen Boragineen zu, deren Blütenstände zu den sogenannten „beblätterten Wickeln“ gehören. Die meisten Autoren haben zwar besonders für diese dichotomische Verzweigung der Infloreszenzspitze festgestellt; Goebel¹⁾ hat indes auch hier die Entwicklung der Infloreszenz genau verfolgt und nachgewiesen, daß die Angaben über Dichotomie ungenaue sind. Die Entwicklung des Sympodiums findet nach seinen Angaben auch bei den mit beblätterten Inflorescenzen ausgerüsteten Boragineen in monopodialer Weise statt, insofern die Infloreszenz einen „einzigen apikalen, während des ganzen Wachstums derselben funktionierenden“ Vegetationspunkt besitzt, auf dessen Oberseite abwechselnd rechts und links die Blütenanlagen als seitliche Auszweigungen hervorsprossen. Nur ist derselbe bei ihnen (bei *Anchusa* und noch mehr bei anderen Arten) im Verhältnis zu den jüngsten Blüten noch kleiner als bei den Boragineen, deren Inflorescenzen der Begleitblätter entbehren. Daraus ist zu ersehen, daß jene eine niedrigere Stufe in der phylogenetischen Fortentwicklung zum Monopodium einnehmen und somit dem ursprünglichen Typus näher stehen als diese. Es ist auch klar, daß unter ungünstigen Verhältnissen hier ein Rückschlag zur dichotomischen Verzweigung leichter erfolgt als bei den nackten Boragineeninflorescenzen.

Überblickt man die ganze Streitfrage, so wird man nach meiner Auffassung zu folgendem Resultate gelangen: Die Blütenstände der Boragineen sind offenbar von Wickeln abzuleiten, deren Verzweigung durch dichotomische Gabelung der Infloreszenzspitze zustande kommt. Im Laufe der Stammesgeschichte hat sich jedoch die sympodiale

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O.

scheint derselbe beim Abschlufs der Inflorescenzentwicklung in eine letzte entwicklungsfähige Blüte sich zu verwandeln.

Die Entwicklung der Blütenstände der Solanee *Hyoscyamus niger* L.

Im Zusammenhang mit den Boragineeninflorescenzen wurden meist auch die Blütenstände der Familie der Solaneen in den Bereich der Untersuchungen einbezogen und eingehend erörtert. Unter diesen gleichen besonders die Inflorescenzen der Gattung *Hyoscyamus* völlig den „beblätterten“ Boragoïden, weshalb sie auch von den verschiedenen Autoren eine verschiedene Erklärung fanden. Die meisten der älteren Forscher hielten dieselben, ebenso wie die mit Begleitblättern versehenen Boragineeninflorescenzen, für echte Wickel und behaupteten, daß die Verzweigung derselben durch Dichotomie erfolge. So auch Kraus und Warming. Der erstere schreibt in seiner schon oben wiederholt zitierten Abhandlung¹⁾: „Unzweideutige Dichotomie findet, wie Kaufmann wenigstens für *Anchusa* richtig angibt, bei den beblätterten Wickeln statt (*Anchusa*, *Cerithe*, *Borago*, *Hyoscyamus*). Ein an der zur Blüte gewordenen Hauptachse entstandenes Blatt trägt in seiner Achsel einen anfangs halbkugeligen Vegetationskegel; derselbe verbreitert sich parallel der Blattfläche und teilt sich durch eine zur Blattfläche senkrecht stehende Ebene in zwei anfänglich gleiche Kegel. Der eine wird zur Blüte, der andere bildet unter 90° zum vorigen Blatt ein neues und in dessen Achsel die Dichotomie wie vorher. Die Dichotomieebenen stehen also senkrecht aufeinander und auf der Blattfläche; es erklärt sich daraus, daß die Blätter stets zwischen sympodialer Achse und Blüte stehen“.

Der letztere²⁾ gelangt nicht nur bezüglich der Gattung *Hyoscyamus*, sondern auch bezüglich der ganzen Familie der Solaneen zu den gleichen Ergebnissen wie Kraus und fasst dieselben folgendermaßen zusammen: „Resultaterne af mine Undersøgelser over denne Familie ere altsaa disse: vedden sædvanlige Forgrening af de vegetativ Stengler ere knopperne ægte Sideknopper. I den nægne svikkelformede Blomsterstand er det samme Tilfældet; i den bladbærende kraftige Svikkel hos *Hyoscyamus* ere de derimod kløvningknopper, og Forgreningen en fortsat kløvning“. Ähnliche Angaben macht auch Schumann.³⁾

1) G. Kraus, a. a. O. pag. 122.

2) E. Warming, a. a. O. pag. 96—97.

3) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs. Leipzig 1890 pag. 810.

Untersuchung und Prüfung der Verhältnisse am Inflorescenzvegetationspunkt von *Hyoscyamus niger* vorzunehmen, welche die Richtigkeit der obigen Angaben Goebels vollkommen bestätigten. Am deutlichsten wird sich dies zeigen, wenn wir die allerersten Entwicklungsstadien der Inflorescenz betrachten. Ich wählte zu meinen Untersuchungen mit Absicht solche Exemplare aus, die unter nicht sehr günstigen Bedingungen, in sandiger Erde, kultiviert wurden.

Fig. 11 zeigt eines der frühesten Stadien, auf welchem bereits die erste Blütenanlage als halbkugelige Höcker vom Vegetationspunkt ausgegliedert worden ist. Man erkennt den deutlichen Größenunterschied zwischen dem schon etwas eingekrümmten, sehr massigen Vegetationskegel und dem im Verhältnis zu diesem viel kleineren Blütenhöcker. Jede Blütenanlage wird begleitet von einem auf der Flanke der Inflorescenzachse stehenden Blatt, welches bereits vor Ausgliederung der Blütenknospe angelegt ist. Der Blüte I in obiger Figur entspricht das Blatt br_1 . Weiterhin ist aber auf der br_1 gegenüberliegenden Flanke der Inflorescenzachse die Anlage eines weiteren Begleitblattes br_0 schon vorhanden, während eine Abgliederung der Blütenanlage O noch nicht zu erkennen ist.

Dass es sich bei den Inflorescenzen von *Hyoscyamus niger* um eine ausgesprochen monopodiale Entwicklung handelt, steht, wie aus obiger Figur deutlich zu erkennen ist, ausser allem Zweifel. Ist dies schon bei unter ungünstigen Ernährungsbedingungen kultivierten Exemplaren der Fall, um so mehr wird der Inflorescenzvegetationspunkt bei Individuen, die günstigere Verhältnisse zu ihrer Entwicklung vorfanden, die jüngste Blütenanlage an Grösse weit übertreffen.¹⁾

Ebensowenig als von Dichotomie die Rede sein kann, kann für diese Inflorescenzen die Wickeltheorie in Anwendung gebracht werden. Wie oben angedeutet, ist schon in Fig. 11 eine schwache Einkrüm-

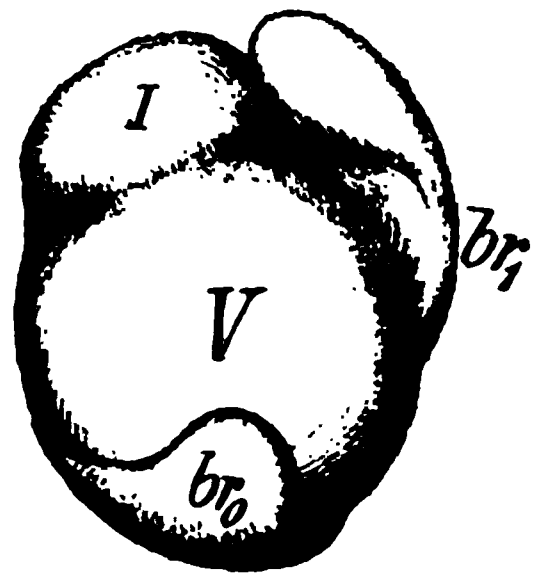


Fig. 11. Inflorescenzanlage von *Hyoscyamus niger*. V Inflorescenzvegetationspunkt; I erster Blütenhöcker, welcher eben erst auf der rechten Oberseite des Inflorescenzvegetationspunkts ausgerweigt wurde; br_1 der Blüte I entsprechendes Begleitblatt; br_0 Begleitblatt der noch nicht abgefurchten nächst jüngeren Blütenknospe.

1) Ich untersuchte auch ältere, in der Entwicklung weiter vorgeschrittene Inflorescenzen dieser Pflanze, die ganz ähnliche Verhältnisse zeigten, wie sie Goebel in der Abhandlung „Über die dorsiventrale Inflorescenz der Boragineen“ (Flora 1880 pag. 419—427) beschrieben und abgebildet hat.

Blütenstandes, sondern auch am Ende älterer und alter Inflorescenzen deutlich zu erkennen. Auch der anatomische Bau spricht ganz für die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes.

Bei *Heliotropium europaeum* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Die Inflorescenzen dieser Pflanze sind ebenfalls stets dorsiventrale Monopodien.

Bei *Heliotropium peruvianum* zeigen die dorsiventralen Blütenstände junger Pflanzenindividuen monopodiale Verzweigungsweise; an älteren mehrjährigen Pflanzenstöcken dagegen findet ein mehr oder weniger weitgehender Rückschlag zur dichotomischen Gabelung der Infloreszenzspitze statt.

Die Gattung *Symphytum* besitzt unter äußerlich günstigen Wachstumsbedingungen ebenfalls rein monopodiale Blütenstände. Weniger ausgeprägt ist diese monopodiale Entwicklungsweise bei den Inflorescenzen von *Mertensia*.

Sehr deutlich dagegen ist dieselbe bei den Inflorescenzen reichblütiger *Myosotis*-arten. *M. Rehsteineri*, dessen Blütenstände viel weniger reichblütig sind als die anderer *Myosotis*-arten, zeigt auch viel weniger deutliche Ausbildung des Monopodiums.

Die bevorzugte Entwicklungsweise der Inflorescenzen von *Omphalodes linifolia* ist ebenfalls die dorsiventral-monopodiale. Doch findet man hin und wieder bei scheinbar gleichen Ernährungsbedingungen Exemplare, bei welchen die Entwicklung des Blütenstandes durch mehr oder weniger vollkommene dichotomische Gabelung der Infloreszenzspitze erfolgt. An vollständig entwickelten Inflorescenzen von *O. verna* konnte ein Vegetationspunkt nicht nachgewiesen werden; da eine Verletzungsstelle an keinem Präparat beobachtet wurde, scheint in vorliegenden Fällen der Vegetationspunkt der Inflorescenz in eine letzte entwicklungskräftige Blüte übergegangen zu sein.

Die Kelchblattspirale verläuft bei den Boragineeninflorescenzen antidrom in den beiden Blütenreihen. Sie beginnt bei allen untersuchten Gattungen, *Myosotis* ausgenommen, mit dem auf der Außenseite der Blüte nach hinten gelegenen Kelchblatt. Bei den untersuchten Arten der Gattung *Myosotis* dagegen entwickelt sich das erste Kelchblatt auf der Außenseite der Blüte nach vorn. Der Verlauf der Kelchspirale ist hier bei beiden Blütenreihen entgegengesetzt zu dem bei den übrigen Gattungen.

Die Inflorescenzen von *Hyoscyamus niger*, welche den sog. „beblätterten“ Boragoïden völlig gleichen, entwickeln sich auch in derselben Weise wie diese: sie sind dorsiventrale Monopodien.

Der stäbchenförmige Augenfleck, ähnlich dem bei *Chl. Braunii*, liegt in der vorderen Hälfte des Körpers; die stets in Zweizahl vorhandenen Vacuolen befinden sich vorne, unter der Austrittsstelle der Geißeln und sind immer deutlich zu beobachten. Der Chromatophor ist massiv, kelchförmig, nicht geteilt und reicht vorne fast bis zur Ansatzstelle der Geißeln hinan. Im kelchförmigen Chromatophor liegen 5—8, zuweilen noch mehr deutlich und scharf hervortretende Pyrenoide, die über dem ganzen Chromatophor zerstreut sind. Der Kern liegt in der Mitte des Körpers, wie bei *Chl. reticulata*.¹⁾ Abb. I Tafel III ist nach einem lebenden Individuum bei einer Vergrößerung von 750/1 gezeichnet. ClZnJ ruft in den vegetativen Zellen keine Färbung der Zellhaut hervor, Jod dagegen zeigt eine große Menge Stärkekörner an, die nicht nur das Pyrenoid umgeben, sondern auch im übrigen Chromatophore liegen.

Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch Teilung des Individuums in vier, seltener zwei Zellen; wenn die Tochterzellen schon ausgebildet sind, aber noch nicht aus der gemeinsamen Hülle ausgetreten sind, sind in jeder derselben schon zahlreiche Pyrenoide zu sehen.

Die geschlechtliche Differenzierung besteht bei *Chl. coccifera* in der Bildung von Heterogameten, die sich noch schärfer von einander unterscheiden als dies für *Chl. Braunii* bekannt ist. Die Größe der weiblichen Individuen schwankt zwischen 28 und 34 μ , und folglich sind dieselben größer als bei *Chl. Braunii*, deren Durchmesser 29 μ nicht übertrifft, am häufigsten aber 20—22 μ beträgt. Von besonderem Interesse ist jedoch der Umstand, daß diese Makrogameten vollständig unbeweglich sind. Bei der Bildung der weiblichen Zelle aus der gewöhnlichen ungeschlechtlichen nimmt letztere bedeutend an Größe zu, dabei treten in ihrem Chromatophore Vacuolen auf, die bald größer werden und beträchtliche hellere Stellen im farblosen Protoplasma bilden. Auch die Pyrenoide werden gleichzeitig größer; ihr Durchmesser schwankt zwischen 7 und 10 μ . Zugleich nähert sich der Kern dem Vorderende der Gamete. Er wird von Fäden getragen, die von derjenigen Stelle des Chromatophoren ausgehen, an welcher die Pyrenoide gelegen sind. Der Protoplasmafaden, dem entlang später der männliche Kern gleiten wird, ist stets breiter als die übrigen Fäden. Die Geißeln verschwinden. Die beiden Vacuolen sind sehr

2) S. idem II. *Ch. Reinhardi* und seine Verwandten. Bull. de la Société des Natur. 1891.

befruchtete und schon mit einer Zellhaut bedeckte Zygote. Man konnte beobachten, wie 2—12 kleine Gameten die Zygote umgaben. Wenn die ursprüngliche Zellhaut der weiblichen Zelle noch nicht aufgelöst war, neue Zellhäute sich aber schon gebildet hatten, so geht die Entleerung der männlichen Individuen unter der ersten Zellhaut von statten (s. Abb. 7), was bei *Chl. Braunii* nicht beobachtet wurde. Die junge Zygote hat einen dichten Inhalt und eine dunkelgrüne Farbe. Die Gröfse beträgt mit der Zellhaut 32—40 μ . Abb. 6 zeigt den Beginn der Vereinigung beider Gameten. Innerhalb der Mikrogamete sind deutlich die neuen Schichten der Zellhaut zu sehen. In der Makrogamete kann man mit Leichtigkeit die pulsierenden Vacuolen unterscheiden, in deren Nähe der männliche Protoplast hinübertritt. Abb. 7 repräsentiert eine Zygote mit schon ausgeschiedener Zellhaut; zwischen der äufseren und inneren Schicht sieht man den austretenden Inhalt der zweiten Mikrogamete. Abb. 8 zeigt bei stärkerer Vergrößerung den Prozess der Befruchtung und die Vereinigung der Kerne. Der Unterschied in der Gröfse des männlichen und weiblichen Zellkernes fällt in die Augen. Das Volumen der Zygote hat sich stark verringert. Fig. 9 bildet die schon fertige Zygote mit der geschichteten Zellhaut ab.

Figurenerklärung der Tafel III.

Die Abbildungen 1—7 und 9 sind bei einer Vergrößerung von 750/1 abgebildet, die Figur 8 bei einer 1000maligen Vergrößerung. Mikroskop Zeiss. C. oc. 12, ob. 4,0 und 2/1,30.

Fig. 1. Ein ungeschlechtliches Individuum.

Fig. 2. Eine in Ausbildung begriffene Makrogamete.

Fig. 3. Eine befruchtungsreife Makrogamete.

Fig. 4. Bildung der Mikrogameten.

Fig. 5. Zwei Mikrogameten.

Fig. 6. Der Befruchtungsvorgang. Erste Vereinigung der Makro- und Mikrogameten.

Fig. 7. Dasselbe. Man sieht auch eine zweite Mikrogamete.

Fig. 8. Ein späteres Stadium der Befruchtung. Eine Vereinigung der männlichen und weiblichen Kerne. Pikrinkarmin.

Fig. 9. Eine Zygote mit mehrschichtiger Membran.

(W. A.)

Blütenbiologische Untersuchungen.

Von
Dr. Carl Detto.

II.

Versuche über die Blütenorientierung und das Lernen der Honigbiene.

1. Die Hauptgesichtspunkte für die Beurteilung des Verhaltens der Biene auf den Pflanzen.

Wenn eine junge Biene, nachdem sie sich in der Umgebung ihres Stockes hinreichend orientiert hat¹⁾, zum ersten Male einen Fernflug unternimmt, so werden es in der Regel die leuchtenden Farben einer blühenden Pflanze sein, die ihren Weg bestimmen; sie wird diesen Blüten zueilen und dort Nektar und Pollen oder eines von beiden sammeln. Dafs für das Auffinden der Blüten beim Fernfluge der Bienen oder, wie man zu sagen pflegt, dafs bei der Anlockung der Bienen aus der Ferne die Farben der Blumen maßgebend sind, das darf als Tatsache gelten, nachdem Forel, Andreae, Giltay und Kienitz-Gerloff (l. c.) die Einwände Plateaus widerlegt haben.

Aber nachdem eine Biene mehrmals denselben Pflanzenstock besucht hat, steht sie in einem anderen Verhältnisse zu ihm als beim ersten Fernfluge dahin. Wurde sie das erstemal gewifs ausschliesslich von der Farbe veranlafst, die Pflanze aufzusuchen, so spielt nach einem, gewifs aber nach mehreren Flügen die Farbe nur mehr eine bedingte Rolle; wir haben es jetzt mit einer eingeflogenen Biene zu tun, welche zu dem Pflanzenstocke auch zurückkehren würde, wenn wir sämtliche Blüten und Knospen an ihm entfernten. Denn eine Biene besitzt jene Fähigkeiten im ausgeprägtesten Mafse, die man (mit dem Bewußtsein, keine psychologische Hypothese vornehmen zu wollen, sondern nur eine bequeme Benennung von Tatsachen) sehr wohl als Ortssinn und Gedächtnis bezeichnen kann. Darüber geben

1) Vgl. über den Orientierungsflug der jungen Bienen v. Buttel-Reepen, 1900; weiteres über das Sehen der Honigbiene 1903 pag. 93 f.

die Arbeiten von Forel und besonders die v. Buttel-Reepens umfassende Auskunft, und der erstgenannte wies nach, daß Plateau sich durch das Gedächtnis der Tiere über die Bedeutung der Farbe habe täuschen lassen.

Wenn wir eine von zahlreichen Bienen besuchte, bereits einige Tage in Blüte stehende Pflanze beobachten, so werden wir fast stets eingeflogene Individuen vor uns sehen, Individuen also, für welche das Vorhandensein der Blumenfarbe für das Wiederauffinden der Sammelstelle nach Rückkehr vom Stocke keine besondere Bedeutung mehr hat, da ihnen die Konfiguration des Weges, den sie mehrmals geflogen sind, genügend sichere Anhaltspunkte bietet, eine bestimmte Stelle leicht wieder aufzufinden. Überwachen wir aber eine Pflanze von der ersten Stunde des Aufblühens an, so würden wir Bienen beobachten können, welche nur der weithin leuchtenden Farbe folgend herbeikämen. Wir wollen diese Individuen gegenüber den eingeflogenen als Neulinge bezeichnen.¹⁾

Auf den Unterschied zwischen solchen Neulingen und eingeflogenen Bienen will ich kurz eingehen, weil eine Vernachlässigung desselben unbedingt zu Widersprüchen führen muß und weil einer solchen Vernachlässigung auch die an der Farbentheorie geäußerten Zweifel entspringen.

Wenn man an einer von Bienen gut besuchten Pflanze sämtliche Blüten mit Blättern verhüllt, so werden dennoch die Bienen nach nicht langer Zeit die Blüten wieder auffinden. Dabei ist zweierlei zu beachten, erstens daß die kurz vorher abgeflogenen Individuen überhaupt, also zur Pflanze zurückkehren, zweitens daß die Blüten wieder gefunden werden.

Daß die Tiere wiederkehren, auch wenn die Farben inzwischen verdeckt werden, ist kein Beweis gegen die Farbentheorie, sondern ein Beweis für den Ortssinn der Bienen. Denn wie besonders v. Buttel-Reepen zeigte, ist der Ortssinn der Honigbiene ganz außerordentlich entwickelt, und wir haben es in einem solchen Falle eben mit eingeflogenen Tieren zu tun, denen nicht nur die Blüten und Farben der besuchten Pflanze, sondern auch der Standort derselben aufs genaueste bekannt ist. Daran ist nun, nach allem, was vom Geruchssinn der Honigbiene feststeht, gewiß nicht zu denken, daß die nach der Verhüllung der Blüten aus der Ferne ankommenden Bienen durch den Geruch der Blüten herbeigezogene Neulinge seien; es kann sich

1) Diesen Ausdruck benutzte auch Giltay (l. c. pag. 373); die auf eine bestimmte Sammelstelle eingeflogenen Bienen nennt er „Habitues“.

trollierbare Frage. Es kommt dabei ganz auf die Pflanze, auf die Art der Verhüllung und andere besondere Bedingungen an. Erfahrungen an *Rudbeckia* lassen mich nicht bezweifeln, daß die eingeflogenen Bienen nicht nur auf den Ort der Pflanze, sondern auch auf bestimmte Teile derselben eingestellt sind und daß ihnen auch etwa ein Blütenstiel ebensogut wie die Farbe den Ort der Blüten sozusagen verrät. Die Tiere haben an jeder Pflanze ganz bestimmte Anflugstellen und ganz bestimmte Merkmale, deren assoziative Wirkung ihre Bewegungen leitet. Betreffs der Versuche von Plateau an *Dahlia* vergleiche man die Nachuntersuchungen Forels (l. c.), aus denen hervorgeht, daß in diesem Falle Gedächtnis und optische Orientierung das Auffinden der verdeckten Blüten ermöglichten.

Auf Grund der Untersuchungen v. Buttel-Reepens und Forels kann der Satz, daß es die Farben der Blüten sind, welche die Bienen herbeilocken, nur in dem Sinne verstanden werden, daß die Blumenfarben zwar die Ursache dafür sind, daß Bienenbesuch überhaupt stattfindet, daß er aber nur ganz bedingte Giltigkeit hat für solche Bienen, welche, einmal herbeigelockt, die Pflanze dauernd weiter besuchen. Oder mit anderen Worten: die Farben ziehen die Bienen herbei, aber sie sind nicht notwendig, um die einmal herbeigelockten Tiere zur Wiederkehr zu veranlassen, weil auf die eingeflogene Biene außer der Farbe noch andere Orientierungssignale für das Auffinden der bereits besuchten Pflanze einwirken. Die Farbe ist notwendig für das Herbeilocken der Neulinge, der suchenden Bienen,¹⁾ nicht unbedingt für die einmal eingeflogenen Individuen.

Ist es nun gewiß, daß eine buntblumige Pflanze, deren Kronenblätter vom Beginne des Aufblühens an systematisch entfernt werden, keinen oder nur einen sehr unzulänglichen und ganz auf Zufall beruhenden Bienenbesuch sich würde verschaffen können (vgl. Gil-

1) Das gilt für Farbenblumen; indessen ist nicht zu vergessen, daß auch Pflanzen mit sehr verdeckten und unscheinbaren Blüten (z. B. *Ampelopsis*, *Rhamnus frangula*) oft sehr stark von Bienen besucht werden. Nach dem, was über den Geruchssinn der Bienen bekannt ist (vgl. v. Buttel-Reepen, Forel), kann eine Fernanlockung durch den Geruch anscheinend nicht angenommen werden. Vielleicht handelt es sich hier um zufälliges Finden von seiten einzelner, denen andere folgen (man denke an die „Spurbienen“). Darwin (l. c. pag. 405 f.) beobachtete, daß bunte Blüten (*Linaria cymbalaria* u. a.) erst von dem Momente an stark besucht werden, wo sie beginnen Nektar abzusondern. Sollte nicht der Nektargeruch der ersten heimkehrenden Besucher andere, noch nicht eingeflogene Individuen veranlassen, ihnen beim nächsten Ausfluge zu folgen?

Hummelarten z. B. an *Althaea rosea* (schwarz und rot) beobachten läßt. Ferner zeigt sich, daß Bienen, welche auf *Crataegus macracantha* Nektar sammeln, in den meisten Fällen nicht auf die ebenfalls weissen, sehr ähnlichen, aber ganz anders duftenden, zwischen die *Crataegus*-Dolden gesteckten Blüten der *Deutzia Lemoini* übergehen¹⁾ und daß die auf *Deutzia* Nektar saugenden Individuen sich bezüglich *Crataegus* umgekehrt verhalten. Das alles legt die Vermutung nahe, daß es der Geruch der Blüten sei, welcher die Bienen von einer Blüte zur anderen leitet, weil sich nur darin eine übereinstimmende Bedingung für diese sich widersprechenden Erscheinungen darzubieten scheint. Denn nach der Farbentheorie ist dieses Verhalten nicht verständlich, und ein anderes in die Ferne reichendes Sinnesorgan als das des Geruches ist bei den Bienen ausser dem Auge nicht bekannt. Aber man weiß, daß das Geruchsvermögen der Honigbiene und wahrscheinlich auch der Bombusarten anscheinend nur auf sehr kurze Strecken, die nach Millimetern zu berechnen sind, reicht.²⁾ Die Widersprüche müssen sich deshalb auf einem anderen Wege lösen. In den unten mitgeteilten Versuchen hoffe ich einiges zum Verständnis dieser Frage beitragen zu können.

Man wird, um das Verhalten der Bienen an den Blüten zu beobachten, in der Regel möglichst stark oder wenigstens gut besuchte Pflanzenstöcke auswählen. Aber gerade deshalb ist es, wie ich oben auseinandersetzte, unbedingt notwendig zu beachten, daß man es in solchen Fällen stets mit längst auf die Pflanze und ihre Blüten eingeflogenen Tieren zu tun haben wird und daß man zu völlig falschen Schlüssen kommt, wenn man diesen Umstand vernachlässigt.³⁾ Denn das Gedächtnis und das Lernvermögen spielen eine sehr wichtige Rolle in dem Verhalten dieser Insekten. Auf eingeflogene Bienen beziehen sich auch die hier zu besprechenden Beobachtungen, welche im Sommer 1904 ausgeführt wurden. Sie erlauben auf das Verhalten von Neulingen nur einen indirekten Schluss; denn wenn man mit solchen experimentieren wollte, wäre ein Pflanzenstock zu benutzen, der von allen seiner Art im Sammelbereich eines Volkes zuerst zu blühen begänne, und man hätte zu untersuchen, wie sich solche Bienen verhalten, welche, von den Blüten aus der Ferne herbeigezogen, zum ersten Male von der zu-

1) Vgl. den ersten Aufsatz dieser Reihe, Abschnitt 6 pag. 322.

2) Vgl. v. Buttel-Reepen, Forel, Lubbock und die unten erwähnten Versuche an *Rudbeckia* mit *Heliopsis*kegeln.

3) Wie bereits Forel und Giltay hervorgehoben haben.

im allgemeinen nicht zu der besuchten Pflanze gehörige Blüten vermeiden, selbst wenn die verschiedensten und ähnlichsten Blumen durcheinander wachsen.¹⁾ Aber andererseits sahen wir, daß verschiedenfarbig blühende Varietäten derselben Art durcheinander besucht werden, was den Anschein einer Orientierung durch den übereinstimmenden Geruch der Blüten erweckt.

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen sollen einen vorläufigen Beitrag liefern zur Feststellung der Orientierung der Bienen beim Blütennahfluge, beim Fluge der Biene von einer Blüte zur anderen auf derselben Pflanzenart. Ich möchte das vorliegende Problem mit folgenden Worten kurz ausdrücken: An welchen Merkmalen erkennen die Bienen die Blüten der gerade beflogenen Pflanze und wie unterscheiden sie dieselben von anderen Blüten?

Ich hoffe die zu diesem Zwecke angestellten, noch wenig ausgedehnten Versuche in den nächsten Sommern vervollständigen und verbessern zu können.

Schließlich ist über die Blütenstetigkeit der Honigbiene noch einiges vor auszuschicken. Man bezeichnet damit einerseits den Umstand, daß die Biene, wenn sie sich auf einer bestimmten Pflanze aufhält (in der Regel²⁾) nur die Blüten dieser Art ausbeutet; andererseits die Erscheinung, daß sie auf einer Pflanzenart gewöhnlich so lange sammelt, bis sie dort nichts mehr findet.³⁾ Erst dann geht sie auf eine andere Art über.⁴⁾ Doch scheint bezüglich dieser letzteren Verhältnisse noch nicht alles geklärt zu sein, z. B. was den Wechsel zwischen Nektar- und Pollenblüten betrifft. Es ist auch zu beachten, daß die einzelnen Individuen in manchen Fällen (bei sehr großen oder sehr blütenreichen Pflanzen) nur bestimmte Bezirke an einer Pflanze auszubeuten scheinen und wenn sie in ihrem Bezirke nichts mehr finden, nicht in einen anderen derselben Pflanze, sondern auf eine neue Art übergehen.⁵⁾ Auch darüber scheint nichts bekannt zu

1) Vgl. die Angaben über Blütenstetigkeit im Aufsatze über *Ophrys* (Abschnitt 6).

2) Ausnahmen vgl. im ersten Teil dieser Untersuchungen (Abschnitt 6).

3) Übrigens scheint die Blütenstetigkeit der Honigbiene nicht nur von den Witterungsverhältnissen und dem Zustande der Blüten abzuhängen, sondern auch von dem des Volkes, ob es stark oder schwach, viel oder wenig Vorrat hat (?).

4) Die Blütenstetigkeit der Honigbiene ist also gegenüber gewissen anderen Apiden (z. B. *Andrena florea*) als temporär zu bezeichnen.

5) Vgl. unten über Bienen auf *Rudbeckia*.

so von außen die Honigbehälter entleeren. Einige Male sah ich sogar Bienen, welche mehrere zugekehrte Blüten nach einander von außen her angesaugt hatten, dieses Verfahren auch an den nächsten noch offenen Blüten, an die sie gelangten, fortsetzen.“ Die Bienen behielten also selbst bei dieser anormalen Besuchsweise die einmal eingeschlagene Sammelweise bei. Einen ganz ähnlichen Fall sah ich bei *Lamium galeobdolon*, wo eine Anzahl von Bienen nur die Nektarreste der jungen Fruchtkelche ausbeuteten, während sie den Blüten aus dem Wege gingen. *Symphytum officinale* vermag die Honigbiene wegen ihres zu kurzen Rüssels nur durch die von Hummeln in den unteren Teil der Kronröhre gebissenen Löcher auszusaugen; beobachtet man sie längere Zeit an dieser Pflanze, so wird man sie stets direkt zur unteren Partie der Blüte eilen sehen, sehr selten nur bemerkt man, daß eine flüchtig versucht, von vornher in die Krone hineinzukommen. In allen diesen Fällen liegt Einstellung auf ganz bestimmte Merkmale oder Gruppen von Merkmalen vor. Es wird sich ergeben, daß nicht die Bevorzugung der Farbe, sondern die zwar normale, aber, in einem anderen Sinne, zufällige Einstellung auf die Unterlippe der *Lobelia erinus* bei der Darwin'schen Beobachtung als der Grund für das Übersehen der entkronten Blüten angesehen werden muß. Individuen, welche sich auf die letzteren eingestellt hätten, würden umgekehrt die intakten Blüten übersehen resp. vermieden haben. Auch aus dem Benehmen eingeflogener Bienen beim Blütennahfluge lassen sich keine gültigen Beweise für die Farbentheorie ableiten, weil hier noch andere Bedingungen in Betracht zu ziehen sind; die Farbe hat auch hier nur relative Bedeutung.

2. Über die Orientierungsmittel der Honigbiene beim Auffinden von Blüten derselben Pflanzenart.

In diesem Abschnitte möchte ich an einigen Versuchen zeigen, welche Rolle beim Blütennahfluge verschiedene Merkmale farbiger Blüten für das Eintreten des Bienenbesuches spielen und wie sich diese Merkmale zu einander verhalten.

Versuche an *Anoda triloba* Cav. (Juli 1904).

Die Pflanzen bildeten einen großen, etwa 70 cm hohen blütenreichen Busch im Malvaceenbeete des botanischen Gartens. Die Blüte ist etwa 5 cm breit, trichterförmig und der von *Malva alcea* ähnlich, aber mehr ins Violette gehend. Sie wurde von Bienen (*Apis*) gut besucht. Die Zeit der Beobachtungen betrug 30–45 Minuten.

in den längere Zeit nicht beflogenen Rudimenten reichlich Nektar finden, was genügt, eine neue Assoziation in ihrem Centralorgane zu erzeugen. Aus der Möglichkeit und verhältnismäßigen Leichtigkeit dieser Umschaltung, resp. der Neugewinnung von Merkmalen für die Nektarquelle, folgt aber nicht ein Mangel des Farbensinnes, sondern vielmehr das Vorhandensein eines entwickelten Vermögens zu schneller Neueinstellung und des Gedächtnisses, worauf Forel ausdrücklich hinwies (l. c. pag. 32).

Andreae (l. c. pag. 28 f.) zitiert einen Versuch Plateaus, wonach entkronte Blüten der Pollenblume *Papaver orientale* wie die normalen Exemplare sehr stark besucht wurden, und fügt erklärend hinzu: den Tieren fiel die Farbe „schon von weitem in die Augen, in der Nähe wurden sie dann durch die Gestalt des Androeceums und des Gynoeceums angelockt und besuchten diese dann eben darum so zahlreich, weil sie ihnen zugänglicher waren als die mit der Korolle bekleideten Staubblatt- und Fruchtblattwirtel“. Ich glaube man wird hinzufügen können: den Bienen war das Bild der auffallenden Fruchtknoten und schwarzen Staubgefäße ebenso stark eingeprägt wie die Farbe der Kronen, es bestanden für sie an diesen Blüten zwei Merkmale (resp. Merkmalsgruppen), was eben durch das Experiment erst zutage tritt. Die Bienen kannten, wenn man so sagen darf, Fruchtknoten und Staubbeutel schon aus der normalen Blüte, auf die sie sich eingeflogen hatten, und erkannten sie infolgedessen auch ohne Farbenhintergrund wieder. Bienen, welche sich von vornherein auf kronenlose Blüten eingeflogen hätten, würden sich vermutlich auch bald an kronentragende gewöhnen.¹⁾

III.a) In zwei antherenlose Blüten der *Anoda* wurden gelbe, in zwei andere karminrote, in der Mitte mit einem 2 mm weiten Loche versehene Papierscheibchen eingesetzt, welche etwa das untere Drittel der Blüte abschlossen: ein Teil der Bienen vermeidet diese Blüten, andere setzen sich kurze Zeit auf das Papier und fliegen dann wieder ab; viele dagegen suchen, oft sekundenlang, lebhaft auf dem Papier umher. Eine Anzahl von letzteren gelangt vom Rande oder von der Centralöffnung des Papierscheibchens her zum Nektar, der rings um die Säule am Grunde der Blüten in fünf Nektarien gebildet wird.

b) Aus drei Blüten werden die Antherensäulen entfernt und in jede eine männliche *Bryoniablüte* gesteckt (*Bryonia* wurde zu

1) Man vgl. hierzu die schönen Versuche Giltays an *Papaver rhoeas*, besonders Versuch 6, l. c. pag. 396 f.

auch auf den weissen Blütengrund von vornherein eingestellt sein können, da beide Merkmale normalerweise stets zusammen einwirken. Normalerweise verknüpfte Merkmale vermögen aber auch isoliert dasselbe zu leisten, wie besonders die erwähnten Versuche von Plateau (*Papaver*) und Forel (*Dahlia*) beweisen.

Versuche an *Bryonia dioeca* (Juli 1904).

Die Blüten haben fünf Kronblätter, welche in der unteren Hälfte verwachsen sind und im Grunde den Nektar absondern. Die männlichen Blüten haben einen Durchmesser von etwa 16 mm, sie sind unscheinbar weiflich, schwach ins Grünliche gehend; das Centrum ist gelb und wird von den dicht aneinander stehenden Antheren gebildet, es hat einen Durchmesser von 4 mm. Die nur 6—7 mm breiten weiblichen Blüten haben dieselbe Farbe und zeichnen sich durch ein 2 mm breites smaragdgrünes Narbenbüschel aus. Beide Blüten werden besucht.

Die Pflanze wuchs an einem ungefähr nach Osten gewandten Gitterwerk und bildete eine mindestens 2 m breite und ebenso hohe, mit unzähligen Blüten besetzte Wand und wurde bis Mittag von Hunderten von Honigbienen und zahlreichen Hummeln (*Bombus terrestris* und *hypnorum*) wochenlang besucht. Beobachtungszeit jedesmal 30 Minuten.

I.a) Aus Seidenpapier wurde je ein gelber, roter, blauer und grüner Ring¹⁾ hergestellt in der Gröfse, dafs beim Aufsetzen auf die männlichen Blüten das gelbe Antherenfeld und die Spitzen der Blütenblätter frei blieben. An vier etwa 20 cm voneinander entfernten Blüten (♂) wurden die Ringe mit Insektennadeln angesteckt. Es kamen nur Bienen zur Zählung, welche von anderen Blüten kommend von vornher auf die Blüten mit den Ringen anflogen und normal sogen, welche also die Farbenringe gesehen haben mußten.

Während der ersten halben Stunde wurde Gelb 17-, Rot 1-, Blau 8- und Grün 6mal in der angegebenen Weise beflogen.

b) Ebensolche rote Ringe, welche aber so breit waren, dafs sie die Blütenblätter völlig verdeckten, wurden bei schwachem Fluge 8mal direkt von vorn beflogen.

1) Die hier und unten verwendeten Farben waren etwa: ein helles Zitronengelb, ein Karminrot von der Blütenfarbe des *Dianthus carthusianorum*, dunkles Glockenblumenblau und mattes Blattgrün.

hoch ist; die Strahlblüten sind gesättigt gelb, der Kegel, welcher die nektarführenden Scheibenblütchen trägt, grünlich.

Die Pflanzen waren etwa von halber Höhe an mit Blüten versehen, welche beim Beginne der Versuche bereits von zahlreichen Bienen befliegen wurden. Die Versuchszeit betrug gewöhnlich mindestens 30 Minuten.

Zunächst will ich das Benehmen der Rudbeckia-Bienen kurz beschreiben. Hatte sich eines der Tiere von einer Blüte erhoben und flog zu einer etwa gleich hoch stehenden Blüte, so flog es auf die Strahlblüten nahe dem Kegel oder aber direkt an den letzteren, was gewöhnlich der Fall war, und zwar an den oberen Teil desselben; fast stets geschah das beim Fluge auf eine etwas tiefer liegende Blüte. Bienen, welche von den unteren Blüten aufstiegen, machten entweder einen grossen Bogen und setzten sich dann wie vorher auf den Strahl (in der Regel) oder direkt auf den Kegel, und zwar mehr unten, oder sie flogen nahe an dem langen Blütenstiele senkrecht nach oben auf die Blüte zu, schlugen einen kurzen Bogen um den Strahl und setzten sich an den unteren Teil des Kegels oder nahe an seiner Basis auf den Strahl.

Die Stelle des Anfluges an eine Blüte hängt also in gewissem Masse ab von der Lage des Abflugortes, der Lage der vorher besuchten Blüte.

Dieses Benehmen deutet, nebenbei bemerkt, entschieden auf optische Orientierung beim Anfluge.

Es wurden folgende Versuche an Rudbeckia ausgeführt:

I. Die optische Orientierung betreffend.

- a) An drei Köpfen werden über die Kegel dünnwandige Glasröhren gesteckt: zahlreiche Bienen fliegen gegen das Glas, manche setzen sich darauf und kriechen suchend umher, andere umfliegen es mehrmals, eine Anzahl anfliegender schwenkt nahe vor der Berührung zu einem anderen Köpfchen ab¹⁾ (vgl. über lernende Bienen unten).
- b) An zwei Rudbeckiaköpfen werden die Kegel durch die ganz ähnlich gestalteten, etwas mehr ins Gelbliche gehenden der gleichzeitig ebenfalls von Bienen besuchten Komposite *Heliopsis laevis* Pers. ersetzt: diese Kegel werden von einer ganzen Anzahl von Rudbeckia-Bienen befliegen, die einen kriechen suchend auf ihnen umher, die anderen schwenken in nächster Nähe, kurz

1) Gelegentlich herbeifliegende Hummeln verhielten sich entsprechend.

IV. Versuche, die Bedeutung der Lage des Abflugortes betreffend.

- a) An drei intakten Köpfen wird die untere Hälfte der Kegel mit einem Gürtel von blauem Papier umgeben: die Besucher sind hauptsächlich die von höher stehenden Köpfen kommenden Tiere.
- b) Zwei Kegel intakter Köpfe werden mit einem Käppchen von blauem Papier versehen: es sind vorwiegend die aus gleicher oder geringerer Höhe heranfliegenden Bienen, welche die Kegelbasis besuchen.

Auch diese Beobachtungen beweisen nichts gegen den Farbensinn der Honigbiene; sie zeigen vielmehr, daß man aus dem Benehmen sammelnder Bienen weder einen direkten Schluß auf den Farbensinn dieser Tiere, noch auf die Bedeutung der Blütenfarben im allgemeinen ziehen darf, weil in jedem Falle, wo eine Blüte mehrere charakteristische Merkmale hat, unter Umständen auch jedes einzelne dieser Merkmale, selbst wenn es kein Farbensignal ist, den Anflug veranlassen kann. Selbst der grüne, also im Sinne der Blütenbiologie farblose Kegel der Rudbeckiaköpfe ist ein im Centralorgan der Biene immerhin so fest assoziiertes Merkmal, daß die Verdeckung der intensiv gelben Strahlen durch andere Farben (z. B. blau) nicht genügt, den Besuch der Köpfe zu unterdrücken.

Allgemeines Ergebnis. Das Resultat der mitgeteilten Beobachtungen dürfen wir in die folgenden Sätze zusammenfassen:

1. Wenn sich eine Pflanze mit farbiger Krone den Bienenbesuch auch unzweifelhaft mit Hilfe der Farbenanlockung verschafft und wenn auch infolge des ausgeprägten Farbensinnes und -Gedächtnisses der Honigbiene die bunte Krone bei solchen Blüten normalerweise das Hauptsignal für das Auffinden der einzelnen Blüten des Pflanzenstockes sein wird, so prägen sich doch der Biene gleichzeitig andere Merkmale der Blüte in dem Maße ein, daß unter Umständen die Entfernung der farbigen Krone kein besonders auffallendes Nachlassen des Besuches solcher Blüten zu bewirken vermag.
2. Aus dem Verhalten sammelnder (eingeflogener) Bienen dürfen deshalb keine Schlüsse auf das Fehlen des Farbensinnes bei diesen Tieren gezogen werden.
3. Die Orientierungsmittel beim Fluge von Blüte zu Blüte sind optischer Natur.
4. Die verschiedenen, den Anflug herbeiführenden Merkmale einer Blüte lassen sich isolieren, da jedes Merkmal für sich die Anflugsreaktion des Tieres auslösen kann. Das dürfte für alle solche

auf das Flugbrett desselben Volkes gestellt; „sofort witterten die Bienen den Geruch und setzten sich flügelschlagend auf den Käfig, den sie vorher vollkommen ignoriert hatten“ (1900 pag. 14). Zu ganz demselben Schlusse kommt Forel auf Grund seiner Versuche; er schreibt der Honigbiene „ein schlechtes Geruchsvermögen, das nur in nächster Nähe ein Wittern ermöglicht“, zu (l. c. pag. 32).

Aber ist die Honigbiene nicht fähig, auf weite Strecken Gerüche wahrzunehmen und findet ihre Fernorientierung infolgedessen auch nicht mit Hilfe der Geruchsorgane statt, so vermag sie doch in nächster Nähe sehr scharf mit Hilfe dieser Organe zu unterscheiden, d. h. bestimmten, für ihr Leben bedeutungsvollen Düften gegenüber reagiert sie in verschiedenartiger Weise. Auch diesen Gegenstand hat v. Buttel-Reepen eingehend behandelt und gezeigt, daß Angehörige eines anderen Volkes und fremde Königinnen aufs genaueste an ihrem Geruche erkannt werden können.

Diese Tatsachen der Bienenbiologie dürfen bei der Beurteilung der Beziehungen zwischen Pflanzen und Bienen nicht außer acht gelassen werden, und v. Buttel-Reepen, Forel und Andreae haben bezüglich der Blumenfarbentheorie ausdrücklich darauf hingewiesen.

Ist es nun sehr wahrscheinlich, daß es der Blumen- oder Nektar-duft der Pflanzen (auch der mit unscheinbaren Blüten) nicht sein kann, welcher die Bienen zum Besuche der Blüten veranlaßt, so darf man andererseits doch unzweifelhaft annehmen, daß die Feinheit des osmischen Unterscheidungsvermögens der Tiere, welche sich bei ihren häuslichen Verrichtungen kundgibt, auch bei der Unterscheidung ähnlicher Blüten in nächster Nähe zur Geltung kommen wird. Es würde sich bei dieser Auffassung das Benehmen der Bienen auf den Blüten vollkommen verstehen lassen. Bei verschiedenfarbigen Formen derselben Pflanzenart würde außer einem gemeinsamen optischen Merkmale die Übereinstimmung des Geruches der Blüte oder des Nektars hinzukommen, eine Übereinstimmung, welche unter Umständen auch den wechselweisen Besuch solcher Varietäten erklären könnte, denen optische Ähnlichkeit gänzlich fehlte. Denn falls eine Biene einmal zufällig in eine solche Blüte einer benachbarten, vorher nicht besuchten Varietät geraten sein sollte, so würde ihr ein fremdartiger Geruch jedenfalls nicht begegnen und das könnte sie veranlassen, auch auf diesen Blüten zu sammeln, und so könnte es sich mit vielen Exemplaren verhalten. Man ersieht im übrigen, daß aus einer solchen Erscheinung nicht hervorgehen würde, daß den Bienen ein Unterscheidungsvermögen für Farben abginge.

liches Merkmal, der Duft, dem Merkmalskomplexe, auf das die Biene gerade eingestellt ist, widerspricht.

Man wird auf Grund dieser Überlegung begreifen, warum in solchen Fällen, wo verschiedenfarbige Blüten an derselben Inflorescenz auftreten, diese der Farbe nach ganz unähnlichen Blüten dennoch von denselben Bienenindividuen durcheinander befliegen werden. Das trifft z. B. ein bei *Pulmonaria officinalis*, in deren Blütenständen die jungen Blüten rot, die älteren blau sind. Bei *Bryonia dioeca* sind die männlichen Blüten recht verschieden von den weiblichen; die letzteren haben kaum den halben Durchmesser der männlichen, ihre Blätter sind klein und schmal, in der Farbe den anderen gleich, statt des gelben Antherenfeldes aber findet sich bei ihnen ein weit hervorragendes, 2 mm breites, dunkelgrünes Narbenbüschel. Beide Blütenarten werden durcheinander befliegen; die anfangs durch die Farbe der Blumenblätter herbeigelockten Individuen bemerken — bildlich gesprochen — nach dem Anfluge den von der männlichen Blüte her bekannten Geruch, so daß der grüne Narbenpinsel sie ebensowenig abhält zu saugen wie an männlichen Blüten die Bedeckung des Antherenfeldes mit roten oder blauen Papierscheibchen.

Zwei Beobachtungen will ich hier mitteilen, welche zeigen, daß farbengleiche Blüten verschiedener Abstammung, wenn sie nebeneinander stehen, zwar in gleicher Weise befliegen, aber nicht beide von denselben Individuen ausgebeutet werden.

I. Versuch mit *Crataegus* und *Deutzia*.

Ich habe diesen Versuch bereits im ersten Aufsätze (pag. 322) beschrieben, aber dort, um Ausnahmen von der Regel anzuführen; hier handelt es sich um das Benehmen der grossen Mehrzahl der besuchenden Bienen.

Die Blüten von *Crataegus macracantha* und *Deutzia Lemoini*¹⁾ sind in Gestalt und Grösse nicht sehr verschieden; sie stimmen in der Farbe vollkommen überein (reines Weiss), verhalten sich aber im Geruche gänzlich abweichend, da *Crataegus macracantha* den bekannten, sehr unangenehmen Duft der einheimischen *C. oxyacantha* ausströmt. *Crataegus* bildete ein in reichster Blüte stehendes Bäumchen, *Deutzia* einen niedrigen, ebenfalls sehr reich blühenden Strauch; beide Pflanzen standen weit auseinander, durch Gebäude getrennt und wurden von Nektar sammelnden Bienen äusserst stark besucht.

1) *Crataegus macracantha* (Rosacee) stammt aus Nordamerika, *Deutzia Lemoini* (Saxifragacee) ist ein Gartenbastard.

Reaktionen veranlassen. Der Anflug der auf eine bestimmte Blütenart eingeflogenen Bienen auf gleichfarbige, zwischen den ersteren befindliche Blüten beweist direkt den Farbensinn der Tiere, weil sie erst in unmittelbarer Nähe, nach Perzeption des fremdartigen Duftes, auf den Blütenunterschied reagieren. Diese Beobachtungen schliessen sich denen von Forel und Lubbock an, welche lehrten, dass Bienen, welche auf buntem Papier einmal Honig gefunden hatten, noch längere Zeit nachher alle gleichgefärbten honiglosen Papierstücke aufsuchten.

Wenn Knuth in seiner Kritik der Plateau'schen Versuche (l. c. Bd. I, pag. 392) annimmt, dass sich der unterschiedslose Besuch verschiedenfarbiger Varietäten durch den „ausgeprägten Formensinn“ der Insekten erkläre, so ist es für die Honigbiene gewiss sehr zweifelhaft, ob sie die Blüten in solchen Fällen an der übereinstimmenden Form erkenne. Forel und v. Buttel-Reepen (l. c. pag. 63) schreiben der Biene zwar auch einen Formensinn zu, aber es scheint mir aus ihren Versuchen nicht hervorzugehen und diese Forscher scheinen auch selbst nicht anzunehmen, dass er in einem solchen Masse entwickelt sei, wie es die Annahme von Knuth erfordern würde. Aus meinen Versuchen an *Anoda* dürfte das ebenfalls hervorgehen, auch zeigt vielleicht ein Versuch von Bethe, dass bei gleicher Farbe nicht die Form, sondern die Grösse einer Farbenfläche, an welche Bienen mit Hilfe von Honig gewöhnt werden (l. c. pag. 84 unten) den Anflug bestimmt. Es dürfte wahrscheinlicher sein, dass Bienenindividuen, welche verschiedenfarbige Blüten derselben Art durcheinander besuchen, durch den übereinstimmenden Geruch, den sie zufällig aus nächster Nähe perzipierten, veranlasst wurden, die Farbenabweichung zu ignorieren, oder dass ein anderes, optisches Merkmal der Übereinstimmung sie dazu bestimmt, wie etwa bei *Althaea rosea*, der ähnliche Blütengrund der schwarzen und roten Form. So weit ich es beurteilen kann, sind Farbenkontraste und sich abhebende Flecke von bestimmter Lage wesentlicher für die Orientierung der Honigbiene als der etwas abstrakte Begriff der Form. Ich glaube kaum, dass eine Biene so wenig von dem Unterschiede von Weiss und Rot affiziert werden sollte, dass bei *Dictamnus fraxinella* weisse und rote Blüten nur als „Form“ auf sie einwirken könnten. Uns erscheint das sehr einfach, aber wir denken, wenn wir sehen; eine Biene reagiert nicht auf Abstrakta. Es gibt gewiss andere Übereinstimmungen zwischen den beiden Blütenarten der *Dictamnus*varietäten,

Was besonders interessiert, ist die genaue Abmessung, in der sich die Tiere von einer Nektaröffnung zur anderen bewegen; sie tasten und probieren weder mit Fühler noch Rüssel, sondern gehen sicher von einer Öffnung zur anderen. Der Rüssel schleift dabei unter dem Kopfe auf dem Blütenboden hin nach, die Fühlergeißeln liegen so, daß sie in spitzem Winkel nach vorn über dem Rüssel zusammenneigen¹⁾, werden aber kaum bewegt; die anderen Tastorgane waren nicht zu beobachten.

Es handelte sich in diesem Falle um eingeflogene Tiere, da die Pflanze bereits in voller Blüte stand. Es liefs sich also nur indirekt feststellen, ob der Weg von Nektarium zu Nektarium durch Auge oder Geruchsorgan abgemessen wird. Benutzt wurden zu diesem Zwecke Papierscheiben, deren Durchmesser genügte, um die Nektarien ringsherum zu verdecken, und die drehbar waren um eine Nadel, welche gleichzeitig die vorher zur Einlegung der Scheibe herausgeschnittene Säule wieder in normaler Stellung festhielt. Diese Scheibchen waren in verschiedener Weise durchlöchert und zwar so, daß durch eine Drehung derselben die Nektarien einer Blüte gleichzeitig alle verschlossen resp. geöffnet werden konnten.

Zunächst wurde eine gelbe Seidenpapierscheibe hergestellt und am Rande mit fünf rhombischen Löchern von 2—3 mm Weite versehen, welche so auf die Nektarien eingestellt wurden, daß diese von aussen her leicht erreichbar waren, eine Biene also durch ein Loch hindurch leicht in das Nektarium einzudringen vermochte. Da das Innere der so präparierten Blüte ein anderes Aussehen hatte als die normalen Blüten, so wurde jene von zahlreichen Bienen vermieden, andere jedoch wagten sich hinein und fanden sich sehr schnell zurecht. Diese wurden mit Eosin gezeichnet; es fanden sich bald mehrere Tiere ein, welche das Hindernis nicht scheuten und, von Loch zu Loch schreitend, die Nektarien normal und ruhig besogen.

Nun wurde ein Moment abgepaßt, wo eine der Gezeichneten gerade im Begriffe war, von dem zuerst in Angriff genommenen und ausgebeuteten Nektarium zum zweiten vorzuschreiten²⁾; in diesem Augenblicke wurde die Scheibe, der Bewegung des Insektes entgegen, so gedreht, daß die Löcher zwischen den nun verschlossenen Nektarien standen: die Biene ging auf das nächste Loch zu.

1) Im Fluge von Blüte zu Blüte stehen die Fühler bei der Honigbiene etwas nach aussen gespreizt.

2) Die Richtung, in der die Tiere herumgehen, hängt, so viel ich sehen konnte, ganz von der anfänglichen Stellung des Körpers ab.

wurde folgender Kontrollversuch angestellt, der für sich freilich ebenfalls kein unbedingt sicheres Resultat liefert.

Die Nektarien der *Althaea*-Blüte bilden tiefe Höhlungen in dem fleischigen Blütenboden, deren Seitenwandungen von den verdickten Basen der Petala gebildet werden und die von oben durch die bereits genannten Haare verschlossen werden. Der Nektar wird an den Wandungen abgeschieden. Es wurde von einer gut entwickelten, jüngeren Blüte, welche von Bienen bereits besucht wurde (Nektar wird schon in den älteren Knospen kurz vor der Entfaltung abgeschieden) der Kelch und die Säule entfernt, ferner die Blütenblätter jedes bis auf ein dreieckiges Rudiment. Sodann wurden von der Unterseite des Blütenbodens, nachdem die Nektarien unter der Wasserleitung und mit einem Pinsel tüchtig ausgewaschen worden waren, die ganze Gewebemasse, in welche sich die Nektarien einsenken, fortgeschnitten und zwar so weit, daß nur eine dünne Platte mit den Nektarienöffnungen und -Haaren übrig blieb. Dieses Scheibchen wurde mehrmals gründlich gewaschen und dann, wie die Papierscheiben, in eine gut besuchte Blüte eingesetzt, indem erst die Säule herausgeschnitten und mit Hilfe einer Nadel, um welche das Präparat sich drehen liefs, über letzterem wiederum festgesteckt wurde.

Dieses so eingefügte Stück liefs sich nun verwenden wie die Papierscheiben; die „Nektarien“ des Präparates konnten in beliebige Stellungen zu den intakten Nektargruben der Blüte gebracht werden. Das Ergebnis war dasselbe wie in den ersten Versuchen. Die Bienen senkten ihren Rüssel durch das falsche in das darunter liegende intakte Nektarium und sogen durchaus normal. Blieb das Präparat ungedreht, so gingen sie weiter von einem Nektarium zum andern wie an den übrigen Blüten; bei Drehung wie im obigen Versuche nahmen sie nicht die Abmessung von Nektarium zu Nektarium, sondern senkten den Rüssel zwischen die ihnen auf halbem Wege entgegengedrehte Haardecke des Präparates, natürlich ohne etwas zu finden. Das ganze Verhalten glich durchaus dem in den ersten Fällen.

Völlig überzeugend kann dieser Versuch deshalb nicht genannt werden, weil man keine Kontrolle darüber hat, in welchem Maße die Tiere kleine Reste von Duftstoffen an den Deckhaaren zu bemerken vermögen. Die Wahrscheinlichkeit für optische Orientierung ist aber unzweifelhaft gröfser. Wenn die Tiere mit Hilfe des Geruches in der geschilderten Weise in scharfer Abmessung von Nektarium zu Nektarium weiterschreiten sollten, so müfsten wir annehmen, daß

fall als durch Absicht machte ich dabei eine Beobachtung über das „Lernen“ der Biene, welche ich hier mitteile, weil das Experiment sehr einfach ist und deshalb leicht wiederholt werden kann.

Ich hatte zu dem oben erwähnten Versuche kurze Glasröhrchen benutzt, welche aus einem Reagenzrohr von etwa 2 cm Durchmesser geschnitten waren und verschiedene Länge hatte, zwei waren cylindrisch, das dritte, das Bodenstück des Reagenzglases, war das längste und hatte auf der Kuppe eine unregelmäßige Öffnung von etwa $1,5 \times 1$ cm. Die Gläser wurden so auf die Kegel gesteckt, daß die Blüten derselben nur von oben her zugänglich waren; eine Biene, welche an diesen Blüten saugen wollte, hätte also in die Gläser hineinfliegen oder -kriechen müssen. Das würde am meisten Schwierigkeit gemacht haben bei dem Bodenstück, weil es nur durch ein Loch zugänglich und außerdem das längste, mehr als doppelt so lang als der Kegel (2 cm) war.

Ich bezeichne die Röhren folgendermaßen: Nr. I: oben offen, cylindrisch, 4 cm hoch, Nr. II: desgleichen, 3 cm hoch, Nr. III: oben geschlossen, aber von einer unregelmäßigen Öffnung von $1,5 \times 1$ cm durchbrochen, cylindrisch, 6 cm hoch.

I. (21. 7. 04, verm. 9⁴⁰—10⁴⁰.)

Bei gutem Fluge der Bienen wurden die Röhren auf je einen gut besuchten Kegel gesteckt. Wie im Rudbeckia-Versuche (Ia) bereits angegeben, flogen viele Bienen gegen das Glas und suchten daran herum. Lange Zeit findet keine Biene hinein.

Schließlich kommt eine steil von oben anfliegende Biene auf I zu, fliegt direkt hinein und saugt. Etwas später kommt eine andere; sie fliegt lange um das Glas I herum, mit dem Kopfe dagegen stossend, einmal dicht über die Öffnung hinstreichend. Endlich kriecht sie am Glase in die Höhe und über den Rand hinein, bleibt mehrere Sekunden saugend darin. Dieses Exemplar wurde gezeichnet; da ich keine Farbe bei der Hand hatte, schnitt ich ihr ein kleines Stückchen von der Spitze des linken Hauptflügels fort, was sie in ihrem Geschäfte nicht störte. Nachher flog sie ab.

Die so gekennzeichnete Biene war die einzige, welche alle drei Gläser auszubeuten lernte und später fast nur noch in ihnen sammelte. Noch am Nachmittage des zweiten Tages, als sie schon zu einer Nachbarpflanze (*Actinomeris*) übergegangen war, kehrte sie gelegentlich zu den Gläsern auf Rudbeckia zurück. Im folgenden teile ich das Wesentliche aus meinen Notizen mit.

wurde nicht von ihr befliegen, sie flog nur ein paarmal flüchtig daran herum.

III. (22. 7. 04, verm. 10¹⁵—11³⁵.)

Am zweiten Tage begann ich um 10¹⁵ wieder zu beobachten und sah die gezeichnete Biene wieder. Die Gläser I und III wurden an denselben Köpfen wieder aufgesteckt, Glas II an eine andere Stelle.

Unsere Biene flog gegen III und mehrmals um das Glas herum, dann ab. Einige Minuten später flog sie gegen I und kroch länger darauf herum, ging fort, kehrte zurück und kroch wieder vergeblich am Glase herum, darauf flog sie ab (10⁴⁰). Zehn Minuten später kam sie wiederum zu Glas I, kroch daran herum, kam an den oberen Rand des Glases und fast hinein, ging aber jetzt davon, um sofort zurückzukehren, hineinzugelangen und sehr lange zu saugen. Als sie herausgeflogen war, ging sie flüchtig auf einige andere Köpfe, dann wieder an I und hinein; nachdem sie kurz gesogen, ging sie ab, um gleich wieder zu kommen und noch einmal, diesmal etwas länger, zu saugen. Nachdem sie herausgeflogen, sog sie kurz auf einem anderen Blütenkopfe und kehrte dann zu I zurück, gelangte aber nicht hinein, obwohl sie auf dem Glase herumkroch. Später, 11¹⁰, flog sie an dem Eingange von III herum, ging zögernd hinein, um sehr lange zu saugen. Darauf flog sie an ein anderes Köpfchen, sog und ging dann ins Glas I, wo sie sehr lange saugend verweilte (etwa zwei Minuten). Kurze Zeit nachdem sie herausgekommen, ist sie wieder im Glase III, nach einigen Sekunden in I; nachdem sie herausgekommen, überflog sie suchend einige andere Köpfe und ging dann (zum ersten Male) in das Glas II. In der Zeit von 11³⁰—11³⁵ war sie noch mehrmals in den Gläsern I und III.

IV. (22. 7. 04, 12—12⁴⁵.)

Nach Verlauf von 25 Minuten nahm ich die Beobachtung wieder auf, vertauschte aber den Platz der Gläser I und III, um zu ermitteln, ob eine örtliche Einstellung auf ein bestimmtes Objekt (Glas I oder III) vorlag. Da der Stiel des Köpfchens, welches jetzt III zu tragen hatte, etwas schwach war, so legte er sich um, so daß die Röhre (III) horizontal stand.

Unsere Biene war da und flog ans Glas I und ging schnell hinein und sog lange Zeit. Darauf besuchte sie andere Blütenköpfe und kehrte dann zu I zurück, ging aber schnell wieder heraus und kam ins Glas II (Stellung nicht verändert), in dem sie sog. Bald darauf war sie wiederum in I. Etwas später umschwärmt sie III,

Die Biene flog jetzt vergeblich am Glase III auf und ab, ging ab, kehrte zurück und kam hinein. Darnach flog sie an I, vermied es aber, ging auf eine tiefer stehende Blüte und kam dann von hier wieder an I und ging diesmal schnell hinein und sog. Dann nachher noch einmal hinein; von hier direkt zu III und hinein. Etwas später sog sie in II.

VI. (22. 7. 04, nachm. 4—4³⁰).

Am Nachmittage desselben Tages suchte ich unsere Biene vergeblich an Rudbeckia und fand sie schliesslich auf einer etwa 75 cm entfernten Komposite *Actinomeris tetraptera* DC. mit nur halb so grossen, hellmattgelben Strahl- und Scheibenblüten und flacher Central-scheibe.

Von *Actinomeris* aus, wo sie jetzt fast ausschliesslich sammelte, kam sie gelegentlich zu Rudbeckia zurück und besuchte während der halben Stunde der Beobachtung mehrmals jedes der drei Gläser und andere Köpfe der Rudbeckia.¹⁾ —

Wir werden folgende Schlüsse aus den beschriebenen Beobachtungen ziehen dürfen.

Durch die Versuchsanordnung wurden die Blütenköpfe nach drei Richtungen hin verändert: erstens wurde die Zahl der Blütenmerkmale optisch um eins vermehrt (Glas), zweitens war der Nektargehalt der verdeckten Kegelblüten wegen des sehr geringen Besuches grösser als bei den übrigen Köpfen, infolgedessen könnte drittens der Nektarduft und wegen der Umhüllung auch der Blumenduft der Blüten in den Glascylindern erhöht gewesen sein.

Wie wir sahen, gewöhnte sich unsere Biene nur allmählich an das neue Merkmal der Köpfe, da sie aber später fast ausschliesslich auf diesen sammelte, so müsse sie es bemerkt und die Blüten daran „erkannt“ haben. Die häufige Rückkehr zu den Gläsern und das lange Verweilen in ihnen lässt schliessen, dass in dem Reichtum an Nektar der Anknüpfungspunkt für die „Assoziation“ gelegen habe. Andererseits aber lässt sich a priori nicht entscheiden, ob nicht die Konzentration der Duftstoffe den Anlass für die Überwindung der Hindernisse abgegeben habe, wenn auch das Benehmen des Tieres, sein nicht seltenes Vorbeischweben dicht am Eingange, und der Umstand,

1) Es wurden auch einige andere Exemplare ausser dem beschriebenen je einmal in den Gläsern I und II gesehen und gezeichnet; sie fanden aber nicht wieder hinein.

Man wird bei rein deskriptiver Betrachtung dieser Dinge eher zu fruchtbaren Schlüssen über den Schaltmechanismus des Centralorganes gelangen als durch psychologische Analogien, für die es weder Maß noch Grenzen der Deutung gibt. Die Beobachtung der Verknüpfungsweisen zwischen Reiz und Reaktion, Reizvariation und Reaktionsveränderung geben uns unmittelbar einen Hinweis für die Beziehungen und Verknüpfungsmöglichkeiten im Centralorgan und auf die Leistungen desselben.

Wo ich von einem Farbensinn oder einem Farbenunterscheidungsvermögen der Tiere gesprochen habe, wollte ich damit nichts anderes ausdrücken als die Tatsache, daß Farbenunterschiede Reaktionsunterschiede bedingen können, Farbengleichheit auch Reaktionsgleichheit zu veranlassen vermag. Ebenso beim Duft-„Unterscheidungsvermögen“.

6. Zusammenfassende Sätze über die Bedeutung der Farben für den Bienenbesuch.

In den nachfolgenden Sätzen will ich kurz die Resultate der neueren Untersuchungen über die Biologie der Honigbiene, sofern sie blütenbiologisch wichtig sind, und über das Verhalten der Biene zu den Blüten nach den oben entwickelten Gesichtspunkten zusammenfassen.

1. Die von Sprengel, Darwin, Hermann Müller, v. Buttel-Reepen und anderen vertretene Auffassung, daß die Farbe der Blütenkronen (resp. der extrafloralen Schauapparate) den Besuch von seiten höherer Bienen (*Apis* und *Bombus*) vermittelt, ist durch die Untersuchungen von Forel, Andreae und Giltay sichergestellt worden.
2. Da aber auch Pflanzen mit sehr unscheinbaren Kronen oft stark von Bienen (und Hummeln) besucht werden (*Ampelopsis*, *Vitis*, *Rhamnus frangula*, *Cotoneaster acutifolius* u. a. mit grünlichen Blüten), so ist die auffällige Farbe der Krone oder der Inflorescenz keine notwendige Bedingung für den Besuch seitens der höheren Apiden.

Aber die Farbe muß eine bedeutende Rolle in der Konkurrenz der Pflanzenarten um den Besuch der zuverlässigsten Bestäuber (Biene und Hummel) spielen, weil auffallende Farben leichter gefunden werden als unscheinbare und weil sich die genannten Insekten (unzweifelhaft jedenfalls *Apis*) im Fluge ausschließlich optisch orientieren (v. Buttel-Reepen, Forel).

6. Das Auffinden der Nektarien in großen Blüten (z. B. *Althaea rosea*, *A. officinalis*, *Anoda*) erfolgt bei der Honigbiene (und den Hummeln) sehr wahrscheinlich auf optischem Wege.

Jena, Botanisches Institut, Februar 1905.

Literatur.

- Andreae, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Inaug.-Diss. Jena 1903. (Auch Beih. z. Bot. Centralbl. 15, 1903.)
- Bethe, A., Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Sonderabdr. aus Arch. f. d. gesamte Physiologie, Bd. 70. Bonn 1898.
- Buttel-Reepen, H. v.¹⁾ 1900: Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig 1900. (Biolog. Centralbl. 20, 1900.)
- 1903: Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen. Leipzig.
- Darwin, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übers. von Carus. Stuttgart 1877.
- Forel, A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1901.
- Giltay, E., Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, 1904. [Hansgirg,²⁾ 1893, Biologische Fragmente. Bot. Centralbl. 56.]
- 1903, Neue Beiträge zur Pflanzenbiologie. Beihefte zum Bot. Centralbl. 12.]
- Kienitz-Gerloff, Professor Plateau und die Blumentheorie. I. und II. Biol. Centralbl. 18, 1898, und 28, 1903.
- — Kritische Referate von demselben über Plateaus Versuche: Botan. Zeitg. 54, 1896; 55, 1897; 56, 1898; Biolog. Centralbl. 19, 1899.
- Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1888—99.
- Lubbock, J., Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Leipzig 1883 (Intern. wiss. Bibl.)
- Müller, H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1878.

Nachtrag zum I. Teil.

Etwa gleichzeitig mit der Veröffentlichung des ersten, Ophrys behandelnden Teiles, erschien in der Naturw. Wochenschrift 1905 (N. F. IV, Nr. 9 pag. 139) eine Mitteilung von Wilh. Eckardt: „Über die Befruchtung von Ophrys muscifera und aranifera“.

1) In den citierten Abhandlungen dieses Forschers finden sich ausführliche Literaturangaben über die Biologie der Bienen.

2) Diese zum ersten Teil gehörigen Literaturangaben sind dort versehentlich fortgelassen worden.

durch sie stattfindet, ist noch genauer festzustellen, ebenso die Bedeutung der Nektartropfen und der „Scheinnektarien“ für den Besuch.

Weiterhin machte mich Herr Eckardt darauf aufmerksam, daß ich eine wichtige Untersuchung Hermann Müllers, welche dieser Forscher in den „Weiteren Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten“ (Verh. d. nat. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. 1878—1882, Jahrg. 39, 4. Folge, 9. Bd.) mitteilt, übersehen habe. Müller untersuchte im Jahre 1878 (l. c. pag. 285 ff.) bei Lippstadt einen begrenzten Standort der *Muscifera* Exemplar für Exemplar sehr genau. Er entdeckte dabei die Nektarabscheidung des Labellums und bemerkte zum ersten Male eine *Sarcophaga* auf der Pflanze, welche die Nektartropfen aufsog, eine Beobachtung, welche Eckardt jetzt bestätigt. An dem Standorte, den Müller besuchte, fanden sich 37 Exemplare mit 146 Blüten, von denen „nicht ganz 20% (29 Blüten) Spuren stattgehabten Insektenbesuches zeigten. — Von den 29 Blüten, welche Wirkungen stattgehabten Insektenbesuches zeigten, hatten (abgesehen von den auf die Narben derselben Blüten geschleiften Pollinien) nur 9 belegte Narben oder angeschwollene Fruchtknoten; es waren also nur 31% der besuchten (etwas über 6% sämtlicher) Blüten normal befruchtet worden“ (l. c. pag. 289).

Durch eingehende Untersuchung kommt Müller zu dem Schlusse, daß der Insektenbesuch bei *Muscifera* sehr spärlich und meistens wirkungslos sei, „was zum größten Teile in der Unstetheit der Besucher, zum geringeren Teile in der Unregelmäßigkeit ihrer Bewegungen seinen Grund habe“, und daß sich der spärliche Besuch auf einen sehr langen Zeitraum verteile. Diese Sätze gelten auch für die von Eckardt, Gössnitz und mir untersuchten Standorte und finden ihre Erklärung durch die von seiten Eckardts jetzt sehr wahrscheinlich gemachte Annahme, daß *Sarcophaga* die zuständige Befruchtungsvermittlerin der *Ophrys muscifera* sei.

Auf die richtige Erklärung dieser Verhältnisse glaube ich dagegen bereits im Jahre 1902 in einer Schlussbemerkung zu meiner Darstellung des Schleudermechanismus der Selaginella-Sporangien (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1902, pag. 127) hingewiesen zu haben. Es heisst dort, dass die Lösung jener Frage „durch die Theorie der Schrumpfung und elastischen Entfaltung vorgezeichnet“ sei. Meine Absicht, diese Auffassung selbst zu prüfen, ist damals dadurch vereitelt worden, dass ich durch die physikalische Bearbeitung von Kohäsionsproblemen zu sehr in Anspruch genommen war. An einem lebenden Exemplare von *Tillandsia Gardneri*, das mir durch die Güte des Herausgebers dieser Zeitschrift zur Verfügung stand, konnte ich mich aber vor kurzem von der Richtigkeit der damals geäußerten Ansicht überzeugen.

Dass Mez den erwähnten Fingerzeig übersehen hat, ist ja durchaus verständlich; weniger aber wohl, dass er von meinen seit Jahren fortgesetzten Untersuchungen über Kohäsionsmechanismen nicht die mindeste Notiz genommen hat. Vermutlich hängt das damit zusammen, dass das Verhalten der Pflanzenzellen bei Wasserverlust überhaupt noch nicht hinreichend bekannt oder verstanden ist. Die Ursache hiervon scheint mir z. T. die zu sein, dass es bisher an einfachen physikalischen Vergleichsversuchen gefehlt hat, die die Erscheinungen des Schrumpfens und der Entfaltung anschaulich vorführen. Daher möchte ich im folgenden zunächst einige solcher Versuche mitteilen, bei denen die pflanzlichen Membranen durch Stücke von Rindsdarm oder Schweins- und Ochsenblase vertreten werden.

Der erste dieser Versuche soll lediglich die Tatsache der Kohäsion des Wassers demonstrieren, der zweite das Schrumpfen künstlicher Zellen in freier Luft zur Erscheinung bringen. Die Versuche 3, 4 und 5 sollen nachweisen, dass dieses Schrumpfen im allgemeinen nicht einfach als „Kollabieren“ eines durch den Wasserverlust haltlos gewordenen Membrangerüstes und ebenso wenig als Folge des Luftdruckes aufgefasst werden darf, sondern eine Kohäsionswirkung ist, die unter Umständen einen erheblichen Widerstand zu überwinden vermag. Der Versuch 6 endlich soll dartun, wie bei einer wasserarm gewordenen Zelle die durch den Kohäsionszug gespannte Membran, gleichsam als ob ein Pumpenkolben saugte, bei Zufuhr von frischem Wasser, dieses rasch in den Zellraum hineinzieht (Demonstration der elastischen Entfaltung). Dieser letzte Versuch wird uns dann zu den Verhältnissen bei *Tillandsia* und anderen Bromeliaceen hinüberleiten.

ist, auf den Boden des Kugelrohres leitet. Die bald massenhaft austretenden Blasen reißen beim Aufsteigen auch die sonst an der Innenwand des Kugelrohres haften bleibende Luftschicht mit sich. Ist nach etwa 10 Minuten das Innere des Rohres genügend ausgekocht, so kann man den Dampf, der aus der Kochflasche entweicht, zweckmäßiger Weise weiterhin benutzen, um die noch sonst im Becherglase hängen gebliebenen Luftblasen fortzuspülen. Man braucht den Dampfstrahl nur auf jene Stellen zu lenken. Mit Hilfe des Gummischlauches gelingt es leicht, den Dampf auch unter die Außenwand der Birne zu dirigieren, wo sich die Luftblasen besonders massenhaft sammeln.

Sind keine Luftblasen im Wasser mehr sichtbar, so läßt man das Ganze verdeckt auf die gewöhnliche Zimmertemperatur erkalten. (Hat man Eile, so kann man das Abkühlen durch Einstellen des Becherglases in kaltes Wasser beschleunigen.) Ist die Abkühlung erfolgt, so erfaßt man das Rohr am oberen Ende und hebt es in senkrechter Stellung aus dem Wasser, während sich der Ring des Drahtgestells auf den unteren Wulst hinabsenkt. Dann verschließt man die Rohrmündung mit dem rechten Zeigefinger, kehrt das Rohr um und taucht es aufrecht in einen Napf mit Quecksilber.¹⁾ In dieser Stellung wird das Rohr durch das Drahtgestell erhalten, dessen freie Enden sich nun als Dreifuß auf die Unterlage stützen und den Glaskörper tragen. Derselbe kommt nun mitsamt seinem Quecksilbernafp und mit einer Barometerprobe auf einer Glasplatte unter einen Rezipienten, aus dem man die Luft etwa durch eine Wasserluftpumpe absaugt.

Die Beobachtung, auf die es ankommt, ist nun die, daß das Quecksilber im Rohr in seiner Höhe von ca. 15 cm stehen bleibt, wenngleich der Druck im Rezipienten, den man an der Barometerprobe abliest, beispielsweise auf 1 cm gesunken ist. Es ist also nicht der Luft- oder Dampfdruck, der das Quecksilber auf der Höhe von 15 cm erhält, sondern die Kohäsion des Wassers, das seinerseits an der Glaswand haftet. Für die rasche Demonstration des Versuches empfiehlt es sich, denselben soweit vorzubereiten, daß man das Kugelrohr bei Beginn des Vortrages aus dem Becherglas heben und unter dem Rezipienten aufstellen kann. Hat die Wasserleitung genügenden Druck, so tritt das gewünschte Resultat schon nach einigen Minuten

1) Die obige Anweisung ist so ausführlich gegeben, weil das Gelingen des Versuches davon abhängt, daß bei dem Aufstellen des Rohres im Quecksilber auch nicht ein kleines Luftbläschen wieder eindringt.

diesen Falten nur Wasser und keine Luft befindet, indem man bei einem der Säckchen die obere Umschnürung löst und mittelst eines Glasröhrchens Luft einbläst. Dieselbe hebt sich nun sofort deutlich vom Wasser ab, indem sie das Licht durchscheinen läßt, während die geschlossen gebliebene Zelle ganz und gar undurchsichtig ist.

Nach einigen Tagen ist diese Zelle vollständig zu einem festen Körper zusammengeschnurrt. Bringt man diesen wieder in Wasser, so quillt die Wandung zwar wieder auf, dagegen schwillt der Hohlraum der Zelle bei weitem nicht zu der früheren GröÙe an, sondern bleibt sehr reduziert. Somit veranschaulicht uns dieser Versuch das Verhalten aller zartwandigen Pflanzenzellen beim Welken und Verdorren. Man versteht hiernach auch, warum dürre Blätter, Rinden usw. im Wasser nicht das ursprüngliche Volumen des saftigen Zustandes wieder annehmen: die Elastizität ihrer Wandungen ist zu gering, um die Zerknitterung aufzuheben.

Versuch 3. Schrumpfen einer künstlichen Zelle im Vakuum.

Weil man vermuten könnte, daß das beim vorigen Versuche zu beobachtende „Zusammenfallen“ der Zellen auf dem äußeren Luftdruck beruhe, empfiehlt es sich, zunächst denselben Versuch im luftverdünnten Raum zu wiederholen. Hierbei bedarf es aber einiger Vorsichtsmaßregeln. Erstens Sorge man dafür, daß sich bei der Herstellung des „Wasserwürstchens“ zwischen dem unteren Ende des Trichterrohres und dem oberen des Darmstückes nicht Luftblasen halten können. Daher bestreiche man das Trichterrohr, ehe man den Darm darum befestigt, mit etwas Spirituslack und achte darauf, daß die Umschnürung bis an den unteren Rand des Glasrohres reicht. Nun erst giesse man luftarmes Wasser ein, so daß es den Trichter zum Teil mit erfüllt, schnüre aber die „Zelle“ noch nicht sofort ab, sondern senke das Darmstück mit dem Trichter vorerst in ein Cylinderglas, das grolsenteils mit luftarmem Wasser gefüllt ist, derart, daß der Trichter auf dem Rande dieses Glases aufliegt. Den so hergestellten Apparat bringe man nun mit einer Barometerprobe und einem Glase mit konzentrierter Schwefelsäure unter den Rezipienten der Luftpumpe und setze das Aussaugen so lange fort, bis man konstatiert hat, daß aus dem Innern des „Würstchens“ für längere Zeit keine Blasen mehr durch den Trichter aufsteigen, obwohl der Barometerstand unter die Dampftension (diese ist, in Millimetern Quecksilber

gemessen, annähernd der Zimmertemperatur in Celsius-Graden gleich) gesunken ist.¹⁾ Nun darf man sicher sein, daß das Wasser im Darmstück luftfrei genug ist und kann dasselbe endlich unterhalb des Trichters abschnüren. Man schneidet die Zelle nun vom Trichter ab, bettet sie auf ein Drahtdreieck über einen Napf und bringt sie nebst der Barometerprobe und einem Standglase mit reichlicher Menge von trockenem P_2O_5 (dem Acidum phosphoricum anhydricum albissimum der chemischen Fabriken) unter den Rezipienten zurück. Hat man den Gasdruck in demselben durch die Wasserluftpumpe erheblich unter die Dampftension erniedrigt, so schließt man den Rezipienten ab und läßt ihn einige Tage stehen. Die künstliche

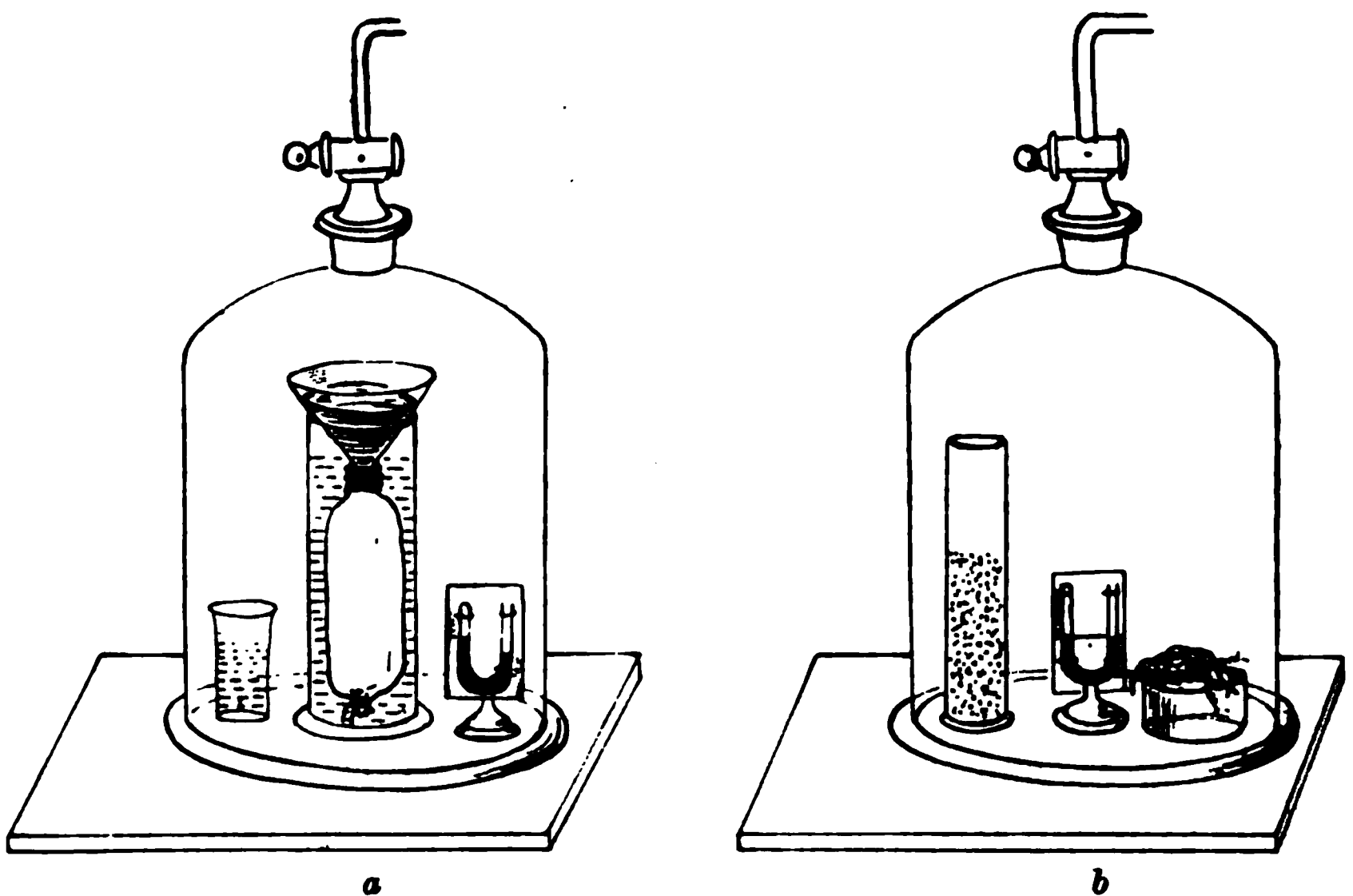


Fig. 3.

Zelle schrumpfelt nun genau so wie in freier Luft und vertrocknet völlig, so daß die aneinander gesogenen Wandpartien oft so fest miteinander verklebt sind, wie etwa eine Briefmarke an ihren Umschlag, und sich erst nach längerem Liegen im Wasser von einander lösen lassen. Bei den natürlichen Pflanzenzellen tritt dieses Verkitten nur darum nicht ein, weil ihre Wandungen nicht so schleimigklebrig sind wie die Darmhaut. Im übrigen verhalten sie sich im

1) Am besten läßt man den Apparat in dem evakuierten Raume einige Stunden stehen und überzeugt sich, ehe man ihn herausnimmt, davon, daß sich auch beim Beklopfen der Glocke keine Blasen mehr entwickeln.

Vakuum, selbst bei der Erniedrigung des Druckes auf annähernd Null, ebenso wie unsere künstliche Zelle.¹⁾

Versuch 4. Verhalten künstlicher Zellen, deren Membran durch den Wasserverlust gespannt wird, in freier Luft.

Um die inneren Vorgänge beim Schrumpfen weiter zu verfolgen, überbinde man die weite Mündung eines Glockentrichterrohres von etwa 4—5 cm Trichteröffnung, 6 mm lichter Rohrweite und ungefähr 35 cm Länge mit einem Wandstück längs-aufgeschnittenen Rindsdünndarmes und umschnüre die umgelegten Ränder der Membran mehrfach, um den luftdichten Abschluss zu sichern. Dies Rohr wird ganz mit ausgekochtem Wasser gefüllt und nach Art des Torricelli'schen Versuches, mit der freien Rohrmündung in Quecksilber tauchend, an einem warmen und trockenen Orte senkrecht aufgestellt. Wenn das Wasser durch die Membran rasch verdunsten kann, so steigt das Quecksilber in dem Glasrohre recht bald. Bei einem Versuche erreichte es in drei Tagen die Höhe von 32 cm. Dabei wird die Membran entsprechend stark nach unten eingezogen.²⁾

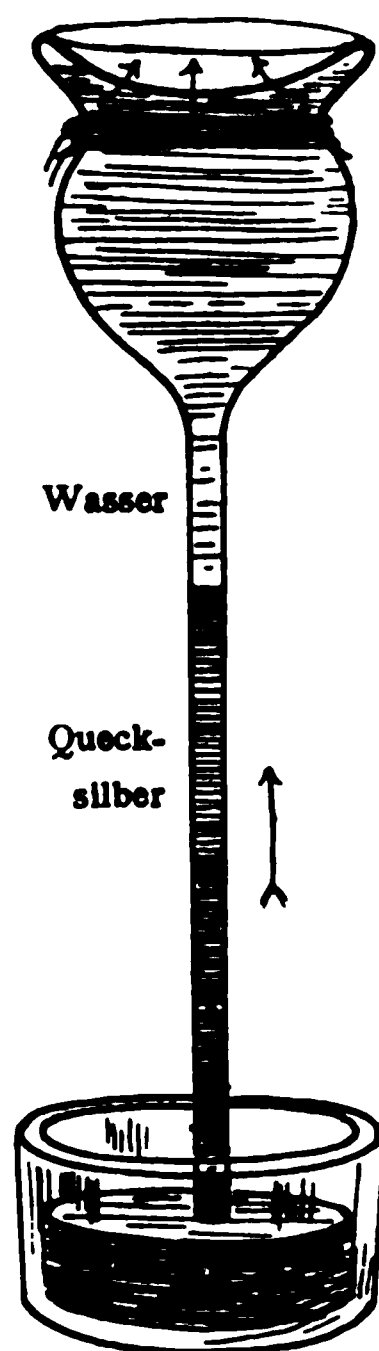


Fig. 4.

Versuch 5. Verhalten einer künstlichen wasserarmen Zelle mit gespannter Membran im „Vakuum“.

Die meisten, die den vorhergehenden Versuch kennen lernen, werden sich zunächst noch keine klare Vorstellung von dem Spannungszustande machen, in dem sich das Wasser dabei befindet. Denn sie können sich von der Vorstellung anfänglich nicht loslösen, daß das Quecksilber einfach durch den Luftdruck hinter dem verdunstenden Wasser hergepresst würde, ohne seinerseits einen wesentlichen Zug an dem

1) Über den exakten Nachweis hiervon vgl. u. a. Physikal. Zeitschrift 1901, II, pag. 493 ff. und Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1900, pag. 217. Für einen größeren Versuch genügt es, krautige Stengel oder Blattstiele (z. B. von *Heracleum*), Spargelsprosse, junge Holundertriebe, Apfelstücke oder dergl. im Vakuum der Wasserluftpumpe neben einem Gefäße mit P_2O_5 austrocknen zu lassen.

2) Nach Askenasy (Verhandl. des Naturhist. Med.-Ver. zu Heidelberg 1896, N. F. V. pag. 6 des Sonderabdruckes vom 6. März 1896) sind solche Versuche von Magnus und Liebig bereits angestellt worden.

Wasser auszuüben. Daher ist es angebracht, in dieser Hinsicht nicht bloß an den Versuch 1 zu erinnern, sondern einen besonderen Transpirationsversuch im luftverdünnten Raum anzustellen und nachzuweisen, daß auch dort das Quecksilber weit über die barometrische Höhe emporgehoben wird. Die Vorbereitungen dieses Versuches sind denen des Versuches 1 ganz entsprechend. Man benutzt jedoch nicht ein, teils mit Wasser, teils mit Quecksilber gefülltes Kugelrohr, sondern wie beim vorigen Versuche ein mit tierischer Membran überspanntes Glockentrichterrohr, in das anfangs bloß Wasser gegossen wird. Man wählt es entsprechend kürzer als beim vorigen Versuche, um es bequem unter dem Rezipienten aufstellen zu können, und benutzt statt Darmhaut, da das Rohr ausgekocht werden muß, der Sicherheit halber die stärkere Ochsen- oder Schweinsblase. Beim Auskochen

darf man das Trichterrohr lose im Becherglase unterbringen, achte aber darauf, daß das mit einem Gummischlauchende versehene Dampfrohr der Kochflasche nicht zu nahe über der Membran mündet, da diese sonst leiden könnte. Nach der Abkühlung wird das wassergefüllte Trichterrohr, mit der Mündung in Quecksilber tauchend, an einem passenden Stativ aufrecht befestigt (z. B. in einen seitlich geöffneten Ring eingeschoben und daran festgebunden) und nebst der Barometerprobe und einem Standglas mit einem reichlichen Quantum P_2O_5 unter dem Rezipienten untergebracht. Ist der Druck in demselben durch Absaugen einige Millimeter

Fig. 5.

unter den Druck des gesättigten Dampfes gefallen, so schließt man den Rezipienten ab und bringt ihn ev. an einem vor Erschütterungen geschützten Orte unter. Bei einem meiner Versuche war das Quecksilber infolge der Transpiration nach 24 Stunden auf eine Höhe von $15\frac{1}{2}$ cm gehoben worden, obwohl sich der Druck im Rezipienten nur auf 5—6 mm belief. Hiernach vermag also die Kohäsion des Wassers zu leisten, was man beim vorigen Versuche dem Luftdrucke zuschreiben geneigt war. Man wird also auch beim vorigen Versuche den Luftdruck als treibende, das Quecksilber aufwärtspressende

Kraft nur in dem Falle heranziehen dürfen, wenn die Kohäsion der Flüssigkeiten zum Hube des Quecksilbers nicht ausreichen sollte. — Nun erwäge man einmal für einen Augenblick, warum wir den benutzten Apparat ausgekocht haben. Es geschieht nur, um die Entwicklung von Luft- und Dampfblasen zu verhindern, die die Kohäsion der Flüssigkeit unterbrechen könnten. In freier Luft ist aber die Gefahr des Auftretens solcher Blasen bei dem hohen Druck, der auf der Flüssigkeit seitens der Atmosphäre lastet, ungemein verringert, d. h. der Zusammenhang der Flüssigkeitsteilchen und ihre Adhäsion an der Wand weit mehr gesichert als im Vakuum. Daher hat man das Aufsteigen des Quecksilbers in Versuch 4, so lange keine Gasblasen auftreten, ebenfalls als Kohäsionszug aufzufassen: das Wasser zieht das Quecksilber in die Höhe; dieses zieht umgekehrt am Wasser. Auf diese Weise kommt das Resultat des folgenden Versuches zustande.

Versuch 6. Die Wiederaufnahme von Wasser durch die Spannungswirkung der Zelle.

Wenn das Quecksilber während des Versuches 4 eine Strecke weit gestiegen ist, so gielte man Wasser in den durch die einwärtsgezogene Membran gebildeten Napf am Gipfel des Glockentrichters. Man wird bald wahrnehmen, wie das Quecksilber sinkt, ein Zeichen dafür, daß ein beträchtlicher Teil des aufgegossenen Wassers durch die Membran hindurch in das Innere der Zelle gesogen wird.¹⁾ Dabei flacht sich natürlich die Wölbung der eingezogenen Membran mit dem nachlassenden Zuge mehr und mehr ab; sie bleibt aber immer noch etwas gespannt, weil ja das Gewicht der Wassersäule des Trichterrohres für sich noch spannend wirkt.²⁾

Dieser Versuch bringt uns nun die Pumpwirkung, welche die natürlichen Pflanzenzellen im geschrumpften Zustande ausüben, in willkommener Weise zur Anschauung. An Stelle des Quecksilbergewichtes wirkt aber saugend in der Natur die elastische Spannung der einwärtsgezogenen Membranen. Man könnte versucht sein, diese Saugung mit der eines Pumpenkolbens zu vergleichen. Jedoch ist der

1) Beispielsweise fiel das Quecksilber einmal, als es nur 6 cm hoch stand, in zwei Minuten um etwa 3,5 cm. Ein andermal fiel es von 16 $\frac{1}{2}$ cm in der ersten Minute um 6, in der zweiten um 3 cm und stand nach vier Minuten mit dem äußeren Niveau gleich.

2) In etwas anderer Form findet sich dieser Versuch schon bei Askenasy (Verhandl. des Naturhist. Med. Ver. zu Heidelberg 1896, 6. März 1896, pag. 13 des Sonderdrucks).

sie in Alkohol. Man wird das ganze Parenchym ebenso zerknittert finden wie die Haarzellen. Es ist dies lediglich die unserem Versuche 2 entsprechende Form wasserarmer Zellen mit zarten Wänden, wie sie jeder schrumpfende Apfel, jedes verwelkte Blatt etc. aufweist. Es ist ferner auch leicht, sich entsprechend unserem Versuche 3 davon zu überzeugen, daß der Luftdruck bei jener Zelldeformation ganz unbeteiligt ist, leicht wenigstens für den, dem der nötige Apparat zur Verfügung steht (vgl. Physikal. Zeitschr. 1901, pag. 493 ff.). Sowohl an ganzen Blattstücken von *Tillandsia*, wie an mikroskopischen Schnitten derselben tritt die Zerknitterung aller genannter Zellen im Vakuum in unvermindertem Maße auf.

Noch weit bequemer ist es nachzuweisen, daß die besprochene Deformation nicht durch die Austrocknung der Membranen bewirkt wird. Man kann nämlich mikroskopische Schnitte von *Tillandsia*-Blättern vollständig austrocknen lassen, ohne daß an den Haar- oder Parenchymzellen auch nur eine Spur von Membranfaltung auftritt, wenn man nur das Zustandekommen des Kohäsionszuges verhindert. Zu diesem Behufe lasse man lebende Blattstücke von *Tillandsia* einige Zeit (eine oder mehrere Stunden) in Wasser liegen, damit sie sich möglichst prall mit Flüssigkeit füllen, stelle davon zwischen Holundermark zarte Quer- und Längsschnitte her und lasse diese, damit sie nicht etwa am Objektträger ankleben, an der Nadelspitze austrocknen. Betrachtet man sie nunmehr unter alc. abs. oder Xylol mit dem Mikroskop, so findet man sämtliche angeschnittene Zellen der Haare und des Parenchyms ebenso weit offen und ebenso faltenlos wie im wassergesättigten Zustande, obwohl die Membranen ganz ausgetrocknet sind. Nur da, wo die Schnitte größere Dicke haben und die Zellen geschlossen geblieben waren, sind die Zelllumina verschwunden oder durch Falten eingeengt.

Bei Antheren, bei Sporangien von *Equisetum* und *Selaginella* und bei Moosblättern ist es mir früher gelungen, den Beweis dafür daß die Austrocknung der Membranen ohne gleichzeitige Kohäsionswirkung kein Schrumpfen bewirkt, am ganzen unverletzten Organ zu führen, indem ich dasselbe, mit alc. abs. völlig durchtränkt, dem Vakuum aussetzte, wo die Flüssigkeit zu schnell verdampfte, um einen Kohäsionszug ausüben zu können. Bei *Tillandsia*-Blättern ist mir dieser Versuch jedoch nicht gelungen. Sie trocknen auch unter den angegebenen Umständen nur langsam aus, so daß sich die Kohäsionswirkung ebenso vollständig wie im Freien vollziehen kann. Offenbar sind ihre Gewebe auf das Festhalten von Flüssigkeit bei weitem

besser eingerichtet als die oben erwähnten Organe. Namentlich werden die Flügel der Haarschuppen in dieser Beziehung für die Pflanze günstig wirken. Denn sie schaffen eine große Anzahl ausgedehnter Kapillarräume an der Blattoberfläche, die die Flüssigkeit nur langsam abdunsten lassen. Bei Schuppenhaaren, die durch Abschaben isoliert sind, gelingt es einigermaßen, die Lumina ihrer unverletzten Zellen trotz der Membranschrumpfung offen zu erhalten, wie daraus hervorgeht, daß man bei neuer Wasserzufuhr die Zeit der Blasenverdrängung in ihren Zellräumen auf die fünf- bis achtfache steigern kann. Das Verfahren hierbei ist ähnlich dem, das ich in dieser Zeitschrift (1903, Bd. 92, pag. 127) von Moosblättern angegeben habe. Doch lohnt sich nicht, hier näher darauf einzugehen.

Verlassen wir lieber den Prozeß, der durch die Wasserabnahme verursacht wird, und wenden uns den Vorgängen zu, die mit der Wasseraufnahme zusammenhängen. Hier ist wiederum in erster Linie hervorzuheben, daß sich die Entfaltung im Wasser nicht nur an den Haarzellen, sondern an sämtlichen Zellen des Blattgewebes vollzieht. Wenn nun Mez bei den Haarzellen diesen Vorgang auf die Quellung des Deckels, d. h. ihrer sehr stark verdickten Membran zurückführen will, so fragt es sich, wie er nach dieser Vorstellung das gleiche Verhalten der übrigen Zellen erklären wird, die solche Membranverstärkung von sehr quellungsfähigem Charakter ganz entbehren. Die Heranziehung der Osmose zur Deutung dieser speziellen Vorgänge ist auch nicht zulässig, denn die erwähnte Entfaltung geht bei ganz zarten Schnitten ausgetrockneter *Tillandsia*-Blätter mit lauter geöffneten (angeschnittenen) Zellen noch prompter vonstatten als bei unverletzten Geweben.

Hiernach hängt die Entfaltung der vollständig ausgetrockneten zerknitterten Haarzellen allerdings mit der erneuten Imbibition der Zellwandung zusammen, aber nicht mit dem Umstande, daß diese dadurch ihr Volum vermehren, d. h. quellen, sondern damit, daß die Membranen durch den Wassereintritt aus dem Zustande der Trockenstarre gleichsam erlöst und ihre Teilchen wieder gegeneinander beweglich werden, so daß die ihnen beim Austrocknen im gefalteten Zustande aufgezwungenen Verschiebungen rückgängig, mit anderen Worten: ihre elastischen Kräfte frei werden. Halbwegs paßt hier der Vergleich mit einem zerknitterten Papierballen, der sich in einer größeren Menge Wassers wieder ausbreitet. Ein besseres Beispiel von Trockenstarre habe ich kürzlich gelegentlich meiner Versuche zur Herstellung „künstlicher

Zellen“ aus tierischer Membran kennen gelernt. Als solche benutzte ich nämlich anfangs ganze Harnblasen vom Schwein oder Schaf, wie sie trocken aufgeblasen beim Schlächter zu haben sind. Durch das Einblasen von Luft sind die Wandungen derselben weit über das natürliche Maß gedehnt und verdünnt worden. Auch der Zutritt von kaltem oder warmem Wasser reicht nicht hin, um diese künstliche Dehnung rückgängig zu machen. Setzt man die Blase aber etwa mit Wasser gefüllt und oben mit einem offenen Glasrohr versehen einige Zeit der Einwirkung von Wasser aus, das nahezu Siedetemperatur hat, so wird man wahrscheinlich überrascht sein zu bemerken, wie sich ihre Dimensionen immer mehr verkürzen und wie dadurch ihr Gesamtvolum (außen gemessen) beispielsweise auf den zwanzigsten Teil des vorgängigen sinkt, während sich ihre Wandungen entsprechend verdicken. Offenbar hat also in der trockenen Membran eine Art Starrezustand geherrscht, der erst durch heißes Wasser gehoben wird. Bei den meisten pflanzlichen Membranen genügt hierzu schon Wasser von gewöhnlicher Temperatur.

Kehren wir zu den Tillandsia-Haaren zurück, so ist klar, daß, so lange ihre Zelllumina noch Wasser enthalten, ihre Membranen einen elastischen Widerstand gegenüber dem Kohäsionszuge der Zellflüssigkeit ausüben. Ihre Saugwirkung erklärt sich also unter diesen Umständen genau so wie die bei Versuch 6 beobachtete. Diese Saugwirkung wächst natürlich mit der Größe des Widerstandes, den die Membran dem Einwärts- oder Verbiegen entgegensetzt. Hiermit wird wohl die starke Verdickung des „Deckels“ der Haarschuppen in erster Linie zusammenhängen. Und so erklärt sich der Bau und das Verhalten jener Haare beim Wechsel des Wassergehaltes aus der Kohäsionstheorie, wie mir scheint, ganz ungezwungen.

Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen.

Von Dr. Hugo Fischer, Bonn.

Die Gedanken, welche in den Jahren 1880 und 1882 Julius Sachs über „Stoff und Form der Pflanzenorgane“ veröffentlichte, sind, wie es scheint, auf dem Wege der Vergessenheit anheimzufallen — was sehr zu bedauern wäre! Zwei Ursachen haben wohl vornehmlich dahin gewirkt; einerseits der Umstand, daß jene Gedanken immerhin hypothetischer Art und wir auch heute noch kaum in der Lage sind, ihnen durch Versuche eine exakte Grundlage zu geben und auf dem angedeuteten Wege weiter vorzudringen, andererseits die Tatsache, daß Sachs selbst manches, was recht unwahrscheinlich und zum Teil bereits direkt widerlegt ist (vgl. später), mit seiner Theorie in Verbindung gebracht hat.

Der Grundgedanke ist jedenfalls richtig: wenn wir jemals eine wissenschaftliche Erklärung für die organische Gestaltenbildung zu finden imstande sein werden, so kann es nur geschehen durch den Vergleich mit der anorganischen Gestaltung; aus dem einfachen Grunde, weil wir nirgend anderswo finden, daß Gestalten so sichtlich von selbst entstehen, wie die der Kristalle oder gewisser anderer Formen unbelebter Stoffe auf der einen, die der Zellen, der Organe, der Organismen auf der anderen Seite. Daß in beiden Fällen eine auf ähnlichen Grundlagen beruhende Gesetzmäßigkeit herrsche, ist wenigstens von vornherein nicht unwahrscheinlich. — Vielleicht ist der Hinweis von Interesse, daß für eine bestimmte Pflanzengruppe schon im Jahre 1861 Uloth (1, pag. 569) ausgesprochen hat: „überhaupt zeigen die meisten Flechten auf verschiedenen Substraten eine habituelle Verschiedenheit, die ohne Zweifel ihren Grund in den in verschiedenen Verhältnissen und Bedingungen gebotenen Nahrungstoffen hat“.

Es ist nicht meine Absicht, die Theorie der Gestaltbildung hier weiter auszuführen, ich komme zu dem, was Sachs insbesondere als „blütenbildende Stoffe“ bezeichnete. Mich dazu zu äußern bestimmt mich vor allem ein Aufsatz, welchen O. Loew vor kurzem in diesen Blättern (dieser Band, pag. 124) veröffentlicht hat, und in welchem der Genannte Ansichten ausspricht, die sich fast genau mit

demjenigen decken, was ich selbst mir im Lauf von Jahren über diese Frage zusammengereimt habe. Leider bin ich nicht in der Lage, meinen Anschauungen eine genügende experimentelle Stütze zu geben; die Verhältnisse, unter welchen ich arbeite, waren dem nicht günstig, viel Zeit habe ich mit Versuchen verloren, die wegen unzureichender Mittel in den Anfängen stecken blieben — der wünschenswerte Beweis kann hier nur durch sehr umfassende Versuchsreihen erbracht werden. Immerhin kann ich einiges anführen, was für meine Ansichten zu sprechen scheint.

Unter blütenbildenden Stoffen kann man dreierlei verschiedene Dinge verstehen, die ich hier kurz als Form-, Bau- und Reizstoffe bezeichnen möchte.

Formstoffe wären die blütenbildenden (bezw. organbildenden) Stoffe im Sachs'schen Sinne, die durch ihre Gegenwart die Entstehung der Gestalten bedingen. Wenn ich das Vorhandensein solcher (auch für alle Gestaltung im vegetativen Teil) als wahrscheinlich erachte, so geschieht es ganz besonders in Rücksicht auf die Vererbung, die eine Erklärung durch etwas Substantielles geradezu fordert.¹⁾ Die Tatsache, daß Organismen um so ähnlicher oder unähnlicher in ihrem Chemismus sind, je näher oder entfernter sie sich im System stehen, ist durch so viele Einzelbeobachtungen bestätigt, daß sie nicht geleugnet werden kann. Dem entsprechen durchaus die bekannten Beziehungen zwischen chemischer Beschaffenheit und Kristallform bei unbelebten Substanzen.

Was Baustoffe sind, brauche ich nicht zu erläutern; nur könnte man vielleicht streiten über den Umfang, in welchem hier das Wort zu gebrauchen wäre; davon später, den Streit würde ich übrigens für belanglos halten.

Als Reizstoffe würden solche Substanzen zu bezeichnen sein, welche durch ihr Vorhandensein bzw. Überwiegen in der Pflanze jenen Zustand, jene „Stimmung“ erzeugen, in welcher dieselbe von der vegetativen Entwicklung zur Blütenbildung übergeht. Das Verschwinden oder Zurücktretreten dieser Reizstoffe müßte umgekehrt die Blütenbildung wieder unterdrücken.

1) Alle bisher aufgestellten spezieller ausgeführten Vererbungstheorien haben, so viel sich auch zugunsten einer jeden sagen läßt, doch leider den Fehler, nicht überzeugend zu sein. Noch ist zu vieles der subjektiven Phantasie überlassen, weil wir über den näheren Zusammenhang noch zu wenig wissen. Aber eines wissen wir: es ist ein „blindes“ Naturgesetz, das in der Vererbung sich äußert, wie in der Kristallbildung.

candidum und andere Pflanzen gewöhnlich keinen Samen reifen, ausser wenn man den Stengel von der Zwiebel trennt,¹⁾ bietet ebenfalls Beispiele für jenen „Kampf“, ferner das Auftreten von Brutzwiebeln in Blütenständen von Allium-Arten, bis zum vollständigen Verdrängen der Blütenbildung usw.

In obigem habe ich, unter Anerkennung der Ansicht Loews, stillschweigend „Zucker“ und „Baustoffe“ identifiziert; darin wird der aufmerksame Leser eine Unklarheit gefunden haben — ich komme jetzt dazu, diese Unklarheit zu beseitigen.

An Baustoffen werden selbstverständlich sowohl Kohlenhydrate (Fette etc.), als auch stickstoffhaltige Substanzen verbraucht; mit welchem Recht kann man nun den ersteren eine wichtigere Rolle zuschreiben als den letzteren?

Die Antwort auf diese Frage sucht Loew an der Hand einiger Zuckerbestimmungen zu geben, ohne nach einer weiteren Erklärung des Zusammenhanges zu fragen. Die eigentliche Ursache des Verhaltens dürfte aber in folgendem liegen:

Wenn man eine Blüte in voller Entfaltung analysieren wollte, so würde man wohl allen Stickstoff, der bei der Blütenbildung verbraucht ist, in der Analyse wiederfinden (wenigstens ist uns von einer Stickstoffausscheidung, wie im Harn der höheren Tiere, aus dem Pflanzenreiche nichts bekannt); was man aber nicht restlos würde nachweisen können, das ist der verbrauchte Kohlenstoff, von welchem die Atmung eine beträchtliche Menge in Anspruch genommen hat. Dafs aber die Blütenentwicklung stets von einer sehr regen Atmung begleitet wird, das ist etwas längst allgemein Bekanntes, gibt es doch Anlaß zu einem der beliebtesten Vorlesungsversuche. Meine Meinung geht also dahin, dafs ein Überfluß an Atemmaterial, und deshalb ein Überwiegen der Kohlenhydrate über die stickstoffhaltigen Körper dasjenige Moment ist, welches als „Reiz“ die Blütenbildung anregt, und zwar darum, weil eben die Blütenbildung grofse Mengen von Atemmaterial verbraucht. — Die Frage, ob wir das Atemmaterial mit zu den „Baustoffen“ zählen dürfen oder nicht, ist mir zu wenig wichtig, um darauf einzugehen.

Der hier betonte Punkt, der entschiedene Mehrverbrauch (für Energiegewinnung) an Kohlenstoff gegenüber dem Stickstoff, bezogen auf den relativen Gehalt an beiden, wie die Analyse des Pflanzen-

1) Reife Samen erhielt ich auch an abgeschnittenen Stengeln der *Dentaria bulbifera*, jedoch nur, wenn sämtliche Bulbillen entfernt worden waren.

Von einer auffallenden Umkehrung der Regel berichtet Malkoff (1) bezüglich *Sesamum orientale*: „Die eine Parzelle wurde zweimal bewässert, die andere blieb ohne Bewässerung. Seit dieser Zeit hat es bis vor wenigen Tagen nicht mehr geregnet. . . . Das *Sesamum* stand bei beiden Versuchen ganz gut, nur mit dem Unterschiede, daß das bewässerte schneller wuchs und etwa 10 Tage früher blühte als das andere“ — also das direkte Gegenteil von dem, was seinerzeit Möbius (a. a. O. pag. 127 ff., besond. pag. 129) experimentell festgestellt hat.

Den Gedanken, daß es Mangel an Baustoffen sei, der das Blühen verhindere, weist Sachs zurück unter Berufung auf die Tatsache, daß seine Versuchspflanzen beblätterte Sprosse entwickelten, die weit mehr Baumaterial verbrauchten, als einige Blüten erfordert hätten. Doch ist um diese Klippe wohl herumzukommen: die Annahme ist nicht allzu gewagt, daß sich bei einer Anzahl von Pflanzen¹⁾ im Lauf langer Zeiten die nützliche Gewohnheit herausgebildet habe, bei Lichtmangel vegetative Sprosse zu treiben, nützlich darum, weil solche dem mütterlichen Organismus alsbald wieder durch Assimilation Nahrung zuzuführen imstande sind, so daß also der geleistete Aufwand mit reichlichen Zinsen wieder eingebracht wird, sofern nicht die Verdunkelung einen zu hohen Grad erreicht. Wenn es überdies nach obigem gerade die Blütenbildung ist, die durch ein Überwiegen der Assimilate (im engeren Sinne) veranlaßt wird, so kann die Pflanze bei Verminderung der Belichtung gar keine Blüte mehr erzeugen, sie muß vielmehr, wenn sie überhaupt noch zu etwas fähig ist, vegetative Sprosse hervorbringen.

Die gewiß höchst interessanten Versuche an Blattstecklingen von *Begonia* und *Achimenes*, von denen Sachs (1, pag. 1170 d. Ges. Abh.) und Goebel (1, pag. 439) berichten, sind doch wohl nicht ausschließlich beweisend dafür, daß blütenbildende Stoffe in Sachs' Sinne, „Formstoffe“ unserer obigen Einteilung, und nicht das Überwiegen der Kohlenhydrate, wie Loew und ich meinen, die zeitlichen Unterschiede in dem Eintreten des blühreifen Zustandes verursacht hätten. Es wäre sehr zu wünschen, daß ähnliche Versuche in nicht zu geringer Zahl wiederholt würden, dann aber unter genauester Kontrolle des jeweiligen Lichtgenusses und sonstiger Assimilationsbedingungen in beiden Versuchsreihen, die zu vergleichen wären mit allen denjenigen Umständen, die durch Begünstigung vegetativer Ent-

1) Nicht bei allen, denn nicht alle reagieren auf Lichtmangel in gleicher Weise.

lippe sich als der schwächere, hinfälliger, die Unterlippe als der widerstandsfähigere Teil erweist“, weiter: „... dass in der grossen Reihe der zygomorphen Blüten die Unterlippe in der Regel das reicher ausgestattete und grössere Gebilde ist, dem gegenüber die Oberlippe mehr oder minder zurücktritt“ und: „Die nähere Betrachtung der mancherlei zygomorphen Blüten lehrt, dass die untere Lippe in ökonomischer Beziehung ungleich wichtiger ist als die obere. Jene zieht durch Gestalt und Farbe die Insekten an und dient ihnen vor allem als Stützorgan...“ Die Ursache der Erscheinung dürfte wohl wiederum in dem „Kampf der Teile im Organismus“ liegen: wenn die Baustoffe knapp werden, muss ein Wettkampf aller im Werden begriffenen Organe entbrennen, und dasjenige wird den Sieg davontragen, das mit der stärksten „Avidität“ die noch verfügbare Substanzmenge an sich zu reißen vermag. Zu der Annahme, dass dies in unserem Fall die Unterlippe sein wird, ist von den citierten Sätzen Vöchtings nur noch ein kleiner Schritt. Hier sei an die Beobachtung von Goebel (3) erinnert, wonach auch „in den kleistogamen Blüten das unterste Blumenblatt grösser und breiter zu sein pflegt als die übrigen, obwohl es gar keine Funktion mehr hat.“

Wohl gekannt, aber doch nicht genügend berücksichtigt hat Sachs folgende Tatsache: Wenn eine Pflanze, die bereits einige sichtbare Blütenanlagen besitzt, nach Verdunkelung diese nicht mehr zur Entfaltung bringt, dieselben vielmehr verkümmern und abfallen, so kann Mangel an Formstoffen unmöglich die Ursache sein, denn die Organe sind in ihrer Form ja bereits fertig angelegt, die Formstoffe also bereits an Ort und Stelle tätig. Es kann also nur Mangel an Baustoffen das Zurückbleiben der Blütenanlagen bewirken. Was aber von Pflanzen mit bereits angelegten Blütenknospen gilt, darf man wohl mit nicht allzu gewagtem Rückschluss auch auf solche übertragen, die sich zurzeit noch gar nicht zum Blühen angeschickt haben.

Auch die von Goebel (2, pag. 430) citierte Beobachtung, wonach in allmählich sich entwickelnden Blütenständen (von Boragineen u. a.) die jüngeren Knospen häufig verkümmern, weil die indessen reifenden Früchte der älteren Blüten die Baustoffe für sich fortnehmen, ist ein Beispiel dafür, dass es bei der Blütenbildung eben ganz wesentlich auf Baustoffe ankommt. Denn in Sachs' Sinne müssten frucht- oder samenbildende und blütenbildende Stoffe ja notwendig verschiedener Art sein, der Verbrauch der ersteren könnte die Blütenbildung gar nicht beeinflussen.

nehmen, daß sie zu irgend welcher Zeit sich anderswo befänden als in den Vegetationspunkten bzw. überhaupt im Meristem.¹⁾

Meine Auffassung möchte ich an einem Beispiel erläutern, das an sich nichts neues bringt, da wohl jeder Fachgenosse schon ähnliche Beobachtungen gemacht hat:

In den Gärten von Heidelberg sieht man eine Anzahl z. T. recht stattlicher Exemplare von *Paulownia imperialis*. Der Baum entwickelt bekanntlich seine Blütenknospen, frei am Ende der Zweige, bereits im Herbst, die Blüten öffnen sich im Mai des folgenden Jahres. Infolge der überaus strengen Kälte, die zu anfang des Jahres 1895 geherrscht hatte, waren an sämtlichen Bäumen die Blütenknospen erfroren, man sah im Mai auch nicht eine Blüte; die Laubblätter kamen normal zur Entwicklung. Im Jahre darauf, 1896, blühten die Bäume in verschwenderischer Pracht. Wieder ein Jahr später, 1897, nach einem ganz milden Winter (ein Erfrieren war ausgeschlossen) waren die meisten ganz blütenleer, andere hatten einige wenige Blüten hervorgebracht. Der Mai 1898 brachte eine durchschnittliche Blütenzahl.

Wollte man diese Erscheinungen nach Sachs' Theorie erklären, so müßte man doch gewiß zunächst annehmen, daß mit den im Herbst 1894 angelegten Blütenknospen auch die blütenbildenden Stoffe durch den Frost vernichtet worden seien; denn daß dieselben aus den erfrorenen Triebspitzen in den Stamm zurückgewandert seien, ist doch gar zu unwahrscheinlich. Die gewaltigen Unterschiede in der Blütenzahl der Jahre 1896 und 1897 wären dann nur verständlich durch die Annahme, daß im je vorhergehenden Sommer einmal abnorm viele, darauf abnorm wenige blütenbildende Stoffe erzeugt worden wären; zu einer solchen Annahme liegt indessen gar kein Grund vor, da die Witterungsverhältnisse der beiden Sommer durchaus nicht wesentlich verschieden waren.

Da ist doch wohl folgende Erklärung wahrscheinlicher: Im Jahre 1895 konnten die Bäume die ganze Summe an Baustoffen, insbesondere an Kohlenhydraten, sparen, welche die Entfaltung der Blüten und die Reifung der Früchte in Anspruch genommen haben würde. Durch diese Ersparnis und den neuen Gewinn an Assimilaten besaßen sie im Herbst 1895 einen beträchtlichen Überschufs, der die Anlegung einer abnorm großen Zahl von Blüten veranlafte. Diese Blüten gingen im Mai 1896 auf, reiften eine entsprechende Menge von

1) Formstoffe für die verschiedenen Zell- und Zellwandformen würden wir z. B. auch im Kambium anzunehmen haben.

Früchten, dabei wurde aber der Vorrat an Assimilaten derart erschöpft, daß zu Ende der Vegetationsperiode die Schwelle der Blütenbildung teils überhaupt nicht erreicht, teils nur wenig überschritten wurde. Erst im Sommer 1897 konnten die Bäume durch weitere Assimilationstätigkeit sich wieder so weit erholen, daß sie nun, für das Jahr 1898, eine normale Blütenzahl anlegen konnten. — Ich möchte meinen, gegen diese letzten Sätze könnte man nur den Einwand erheben, daß sie eigentlich zu selbstverständlich seien, um gedruckt zu werden.

Aus Möbius (a. a. O. pag. 125) citiere ich einige Beispiele, welche dieser als „günstige Folgen des Nährstoffmangels“ hinstellt: „Gipfel der Esche (*Fraxinus excelsior*), die von Hornissen stark beschädigt, d. h. ihrer Rinde in Form eines Ringes beraubt sind, blühen und tragen besonders gerne Samen. An einer jungen Ulme (*Ulmus campestris*) war ein Ast mit einem Draht umwickelt und dieser hatte den dicker gewordenen Ast eingeschnürt: dadurch blühte diese Ulme vor der Zeit und zwar lediglich an dem eingeschnürten Ast. Das Umschnüren mit Draht ist demgemäß auch ein in der Obstbaumzucht angewandtes Mittel, um den Blütenansatz zu erhöhen.“ — Sollten sich solche Fälle nicht besser als durch „Nährstoffmangel“ damit erklären lassen, daß infolge der eingetretenen Stauung die geringelten oder umschnürten Zweige ihre Assimilate nicht oder doch nur in beschränktem Maße in Stamm und Wurzel abführen können, daß sie dieselben folglich für sich behalten müssen und darum reichlicher blühen als ohne jenen Eingriff? Nährstoffmangel schlechthin ist es schwerlich, wahrscheinlicher das Überwiegen der Assimilate über die Bodenernährung.

Gegen meine Auffassung könnte man nun aber eines einwenden: Wie Brown und Escombe (1) gezeigt haben, hat gesteigerter Kohlensäuregehalt der umgebenden Luft zwar eine bedeutende Steigerung der Assimilation und Anhäufung von Assimilaten, aber auch eine ausgesprochene Verminderung der Neigung, Blüten anzusetzen, zur Folge. Indessen scheinen mir doch die dort beschriebenen Versuche noch etwas einseitig, nicht im tadelnden Sinne des Wortes, aber doch in der Art, daß ich sie noch recht oftmaliger Wiederholung unter möglichst wechselnden Bedingungen für bedürftig erachte. Der abnorm hohe Kohlensäuregehalt, mit welchem die Genannten arbeiteten, dürfte pathologische Objekte erzeugt haben, aus welchen sich Schlüsse gegen meine Theorie nicht ohne weiteres ableiten lassen. Daß die Verwertung der Assimilate unter den angedeuteten Ver-

hăltaissen nicht mehr in normaler Weise vonstatten geht, zeigt, z. B. die Beobachtung von Farmer und Chandler (1), wonach die Ausbildung des Xylems an den Versuchspflanzen merklich schwächer war als sonst, trotz des erhöhten Gehaltes an Kohlenhydraten.

Hier möchte ich etwas aus meinen eigenen Versuchen anführen: Von je zwei gleich entwickelten Topfexemplaren von *Iberis umbellata* und von *Erodium cicutarium*, die soeben ihre ersten Blüten geöffnet hatten, wurde eines dicht hinter einem hellen, nach Südwest gerichteten Fenster aufgestellt, unter einer Glasglocke, deren Innenraum durch reichliche Mengen von Ätzkalilösung kohlensäurefrei erhalten wurde; das zweite Exemplar wurde in die Dunkelkammer gestellt. Der Vergleich zeigte, daß die entsprechenden Versuchspflanzen hinsichtlich des Zurückgehens der Blütenbildung (Verkümmerung der vorhandenen Anlagen) sich vollkommen gleich verhielten, woraus zu entnehmen ist, daß die Wirkung des Lichtes auf den Blütenansatz kaum anderer Art sein kann, als auf dem Wege über die Kohlenstoff-assimilation. Eine Pflanze von *Iberis umbellata* hingegen, die ich unter einer Glasglocke im hellen Licht reichlich mit Kohlensäure versah (in unbestimmten Mengen durch Einwerfen von Marmorstückchen in ein Säure enthaltendes Gefäß, das mit unter dem gleichen Rezipienten stand), stellte die Blütenbildung keineswegs ein, vielmehr entwickelte sie besonders große und lebhaft gefärbte Blüten, das Übermaß an Kohlensäure wirkte sichtlich günstig.

Auch ein paar Versuche, die ich mittels der bekannten doppelwandigen Glasglocken anstellte, bestätigten meine Anschauung, daß die reichlichere Blütenbildung mit der ausgiebigeren Assimilation Hand in Hand gehe. Von zwei Exemplaren z. B. der *Iberis umbellata*, bald nach Öffnung der ersten Blüten hinter Kaliumbichromat bzw. Kupferoxydammoniak gebracht, blühte die Pflanze im gelben Licht entschieden reicher als die im blauen, ein Zurückgehen der Blütenbildung war bei beiden zu beobachten, da sie ja beide nicht mehr das volle Licht wie vorher bekamen.

Die Annahme von Sachs (2), daß die ultravioletten Strahlen besonders die Blütenbildung bedingen, bzw. zur Erzeugung der blütenbildenden Stoffe unentbehrlich sein sollten, beruhte auf einem Versuchsfehler, wie im Jahre 1900 Klebs nachgewiesen hat. Die von Sachs benutzte Lösung von Chininsulfat trübt sich im Lichte sehr bald und ruft infolgedessen eine allgemeine Abschwächung des Lichtes hervor, die naturgemäß die Blütenbildung beeinträchtigt. Klebs erneuerte seine Chininlösung sehr häufig und fand, daß sie

Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen.

Nach einer Arbeit von A. Forel über die von mir im Amazonas-Gebiet gesammelten Ameisen.

Von E. Ule.

Bei biologischen Beobachtungen haben gerade in neuerer Zeit die Wechselbeziehungen zwischen Tieren und Pflanzen uns mit den interessantesten Erscheinungen bekannt gemacht. Um sie vollständig aufzuklären ist es jedoch nötig, daß der Botaniker auch den in Betracht kommenden Tieren einige Aufmerksamkeit widmet und Verständnis für dieselben zu erlangen sucht. In diesem Sinne ist es wohl von Wichtigkeit, die vorliegende Arbeit: A. Forel, In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonas-Gebiet und aus Peru (Zoolog. Jahrb. Bd. XX Heft 6) auch für den Botaniker zugänglich zu machen, um so mehr als die Kenntnis der Ameisen uns erst volle Aufklärung über ihre Bedeutung für die Ameisenpflanzen verschaffen kann.

Die zu dem Zwecke auf einer Amazonas-Expedition 1900—1903 von mir aufs sorgfältigste angelegte Sammlung bestand aus etwa 40 Reagenzgläsern mit Ameisen, welche 28 Spezies mit 3 besonderen Subspezies auf über 30 Ameisenpflanzen enthielt. Herr Prof. A. Forel, welcher heute der beste Kenner der Ameisen ist, hatte nun die Güte die von mir gesammelten Ameisen zu bestimmen und zu beschreiben, weshalb ich ihm hier meinen besonderen Dank ausspreche.

Die Aufzählung der Ameisen lasse ich zur besseren Übersicht für den Botaniker nach den von ihnen bewohnten Pflanzen folgen. Diese Pflanzenameisen verteilen sich auf drei verschiedene Unterfamilien, deren Gattungen nebst Anzahl der Arten zuerst hier angeführt seien.

I. Myrmicinae.

Cryptocerus 1, Allomerus 1, Solenopsis 1, Pheidole 1 nebst Subspezies 1, Crematogaster 3 nebst Subspecies 1, Pseudomyrma 6.

II. Dolichoderinae.

Azteca 10 nebst Subspecies 1.

III. Camponotinae

Myrmelachista 2, Prenolepis 1, Camponotus 2.

Araceae.

Anthurium gracile Engl. n. sp. mit *Crematogaster limata* Smith.

Diese Ameise lebt in dem von den Luftwurzeln gebildeten Nest. Anfangs wurde *Anthurium gracile* von mir mit zu den Ameisenepiphyten gezählt, ist aber später wieder ausgeschieden worden, weil sie nicht mit den übrigen Pflanzen eines Blumengartens zusammenwächst und es sich nicht feststellen läßt, ob die Samen wirklich von den Ameisen verschleppt werden. Merkwürdigerweise sagt auch Bates von dieser Ameise, daß sie in durchbohrten, drüsenartigen Anschwellungen der hängenden Luftwurzeln einer Schmarotzerpflanze niste. Vielleicht ist in dieser Angabe nur die Auffassung eines Zoologen enthalten, und stimmt das wirkliche Verhalten der Beobachtung mit der meinigen überein.

Bromeliaceae.

Tillandsia n. sp. 5734 mit *Crematogaster limata* Smith r. *parabiotica* n. subsp.

Tillandsia (*Pseudocatopsis*) n. sp. 6602 mit *Solenopsis cordicalis* Forel r. *amazonensis* n. subsp.

Tillandsia paraensis Mez mit *Prenolepis fulva* Mayr.

Die durch das Zusammenschließen der Blattscheiden und Blätter gebildeten Hohlräume dieser Bromeliaceen werden ständig von Ameisen bewohnt, jedoch eine besondere Anpassung scheint nicht stattzufinden, weil sie auch anderwärts vorkommen; namentlich nistet *Prenolepis fulva* nach A. Forel in allen möglichen faulen Stämmen, unter Blättern, Blattscheiden, Rinde etc.

Moraceae.

Coussapoa sp. 5717 mit *Pseudomyrma ulei* Forel n. sp. und *Azteca coussapoe* Forel n. sp.

Pourouma sp. 5719 mit *Azteca duroiae* Forel n. sp.

Cecropia sciodaphylla Mart mit *Azteca emmeryi* Forel n. sp.

Cecropia sp. 5587 mit *Azteca alfari* Emmerly var. *aequilata* n. v. und mit *Cremastogaster stolii* Forel var. *amazonensis* n. var.

Cecropia sp. 5588 mit *Azteca minor* Forel n. sp.¹⁾

Cecropia sp. 6845 mit *Camponotus ulei* Forel n. sp.

Während die *Cecropia*-Arten den Ameisen in den hohlen Internodien Wohnräume bieten und außerdem durch die über dem Blatt befindliche Rinne mit Grübchen, das stets durchbohrt wird, und durch die eiweißhaltigen Körperchen auf den Blattkissen ihnen besonders günstige Einrichtungen besitzen, fehlen solche bei *Coussapoa* und *Pourouma*. Bei diesen Bäumen wird die Rinde von den Ameisen durchbohrt und das lockere Mark weiter ausgehöhlt. Zu beachten ist, daß die verschiedenen *Cecropia*-Arten auch verschiedene Ameisenarten bergen und daß auch die für das überschwemmungsfreie Land eigentümliche *Cecropia sciodaphylla* als bewohnte Pflanze nicht ausgenommen ist.

Eine im Gebirge vorkommende *Cecropia* wird von *Camponotus ulei* bewohnt und außerdem ist in dieser Moracee noch eine größere Ameise bekannt, deren Stich sehr gefürchtet wird, die ich aber leider nicht gesammelt habe. Die zugleich in *Pourouma* sp. und *Duroia hirsuta* K. Sch. lebende *Azteca duroiae* Forel ist vielleicht eine noch nicht so angepasste Form. Sonst sind die Ameisen der Moraceen meist sehr ausgebildete und angepasste Arten.

Polygonaceae.

Triplaris Schomburgkiana Bth. mit *Pseudomyrma dendroica* Forel var. *emarginata* n. var.

Triplaris surinamensis Cham. mit *Pseudomyrma triplaridis* Forel n. sp.

Diese zwei Ameisen gehören zu einer bestimmten Gruppe von *Pseudomyrma*-Arten, welche symbiotisch in den natürlichen Markhöhlen von *Triplaris* leben. Besonders dicht bevölkert von Ameisen sind die jüngeren Zweige, welche meist über der Ansatzstelle des Blattes durchbohrt sind, doch auch die Äste und der Stamm bis auf den Boden werden von ihnen bewohnt. Am Stamm sind immer einige Löcher als Zugänge zum Innern erhalten und am Boden wird bei *Triplaris Schomburgkiana* in einem Umkreis von einigen Metern alle andere aufwachsende Vegetation zerstört, so daß man an diesen freien Stellen die Ameisenbäume im Walde leicht erkennt. Wer unbe-

1) Es ist diese Art zu gleicher Zeit mit *Azteca alfari* Emmerly var. *aquilata* n. v. auf zwei recht verschiedenen *Cecropia*-Arten gesammelt worden; da aber die *A. alfari* schon vorher allein auf *Cecropia* 5587 gefunden wurde, ist wohl anzunehmen, daß *A. minor* nur zu *Cecropia* 5588 gehört.

dachtsam an einen Stamm von *Triplaris* greift, wird sogleich von wütend herzustürzenden Ameisen heftig gebissen. Von den Einwohnern werden diese Ameisen Tachi und die *Triplaris*-Bäume Tachiceiro genannt. Nun unterscheidet man einen schwarzen Tachiceiro, *Triplaris Schomburgkiana*, mit dunkler Rinde und einen weissen Tachiceiro, *Triplaris surinamensis*, mit heller Rinde; dem entsprechend sind auch die *Pseudomyrma*-Ameisen von heller oder dunkler Färbung.

Leguminosae.

Tachigalia formicarum Harms. n. sp. mit *Pseudomyrma latinoda* Mayr. r. *tachigaliae* n. subsp.

Tachigalia sp. mit *Azteca tachigaliae* Forel n. sp.

Swartzia sp. mit *Azteca longiceps* Emmerly var. *juruensis* n. var.

Pterocarpus Ulei Harms n. sp. mit *Pseudomyrma sericea* Mayr.

Platymiscium stipulare Bth. mit *Pseudomyrma sericea* Mayr. var. *longior* n. var.

Platymiscium Ulei Harms n. sp. mit *Cryptocerus complanatus* Guérin r. *ramiphilus* n. subsp.

Auf den Vertretern dieser Familie, die meist baumartig werden, kommen verschiedene zum Teil sehr angepasste Ameisen vor, von denen besonders die in den blasenförmigen Blattstielen der grossen Fiederblätter von *Tachigalia formicarum*, als Tachiceiro der Terra firme bekannt, zu erwähnen ist. Die Ameisen auf den anderen Gattungen der Leguminosen durchbohren die Zweige und Äste und wohnen im Innern derselben. Sehr derbe und weite Löcher werden von *Cryptocerus complanatus* an den Zweigen von *Platimiscium Ulei* ausgegast, eine Ameise die durch ihren grossen Kopf und plumpen Bau sehr von den übrigen Pflanzen bewohnenden abweicht.

Euphorbiaceae.

Sapium eglandulosum Ule n. sp. und *S. tapuru* Ule n. sp. mit *Pseudomyrma caroli* Forel var. *sapii* n. var.

Merkwürdigerweise durchbohrt diese typische Pflanzenameise die jüngeren Zweige an einer verkorkten Stelle über der Ansatzstelle der Blätter und bewohnt die Kronen dieses Kautschukbaumes. Obgleich die *Sapium*-Bäume nur zuweilen und nicht wie bei *Triplaris* und *Tachigalia* ständig von *Pseudomyrma* besetzt sind scheint ein solches Zusammenleben doch sehr verbreitet zu sein, da es auch von Dr. Weberbauer in Peru beobachtet worden ist.

Melastomataceae.

- Pterocladon Sprucei* Hook. mit *Myrmelachista ulei* Forel n. sp.
Tococa setifera Pilger n. sp. mit *Allomerus octoarticulatus* Mayr.
Tococa Ulei Pilger n. sp. mit *Pheidole minutula* Mayr.
Tococa bullifera Mart et Schr. mit *Azteca traili* Emery.
Tococa guianensis Aubl. mit *Azteca traili* Em. v. *tococae* n. v.
Maieta Poeppigii Mart und *M. guianensis* Aubl. mit *Pheidole minuta* Mayr. r. *folicola* n. subsp.
Maieta juruensis Pilger n. sp. und *M. tococoidea* Cogn. mit *Crematogaster laevis* Mayr.

Die zahlreichen Ameisenpflanzen aus der Familie der Melastomataceen werden von recht verschiedenen Ameisen bewohnt, welche zum Teil noch auf einer niederen Stufe der Anpassung stehen. Bei *Pterocladon Sprucei* leben die Ameisen in den angeschwollenen Internodien der Zweigenden, und bei den anderen Melastomataceen in sackartigen oder blasenförmigen Schläuchen am unteren oder oberen Ende des Blattstieles.

Boraginaceae.

- Cordia nodosa* Lam. mit *Azteca ulei* v. *cordiae* n. v.
Cordia nodosa Lam., v. vel. aff. mit *Azteca ulei* r. *nigricornis* n. subsp.
Cordia n. sp. mit *Pseudomyrma sericea* Mayr var. *cordiae* n. var.

Die ihrem Aufenthalt recht angepassten Ameisen findet man bei *Cordia nodosa* in den meist blasenartigen Anschwellungen der unterhalb des Scheinwirtels stets stark verdickten Achse, die nach einer Seite hin ausgebildet sind und in einen Blattstiel übergehen. Bei der anderen *Cordia* in Peru mit *Pseudomyrma* sind wie bei *C. Gerascanthus* Jacq. die zentralen Achsen der Scheinwirtel angeschwollen, hohl und symmetrisch.

Rubiaceae.

- Duroia hirsuta* K. Sch. mit *Myrmelachista nigella* Roger und in einer anderen Gegend mit *Azteca duroiae* n. sp.
Duroia saccifera Spruce mit *Allomerus octoarticulatus* Mayr. var. *septemarticulatus* Mayr.

Duroia hirsuta bildet hohle Anschwellungen in der Mitte junger Endzweige, und bei *Duroia saccifera* sind es zwei sackartige Schläuche an der Basis der Blattspreite, die von den Ameisen besetzt werden. Die Ameisen sind vielleicht weniger angepasste Formen, doch scheinen sie den betreffenden Pflanzen eigentümlich zu sein, da sie nahezu

Außerdem bieten die üppig gedeihenden Pflanzen Schutz vor den sengenden Strahlen der Tropensonne und vor den oft heftigen Regengüssen. Diese Ameisennester sind nach Vorschlag auf der Naturforscherversammlung zu Breslau 1904 in Analogie mit den Pilzgärten „Blumengärten der Ameisen“ genannt worden.¹⁾ Es gibt zwei Arten von Gärten, nämlich solche mit einer größeren Ameise und solche mit einer kleineren.

Die Blumengärten mit der größeren Ameise *Camponotus femoratus* (Fab.) sind bewachsen von *Philodendron myrmecophilum* Engl. n. sp., *Anthurium scolopendrinum* Kunth. var. *Poiteauanum* Engl., *Streptocalyx angustifolius* Mez, *Aechmea spicata* Mart., *Peperomia nematostachya* Link, *Codonanthe Uleana* Fritsch n. sp. und *Phyllocactus phyllanthus* Link.

Die Blumengärten mit der kleineren Ameise werden bewohnt von drei *Azteca*-Arten, nämlich *A. traili* Emmerly mit v. *filicis* n. v., *A. olitrix* Forel n. sp. und *A. ulei* Forel n. sp. Die von diesen gezüchteten Pflanzen sind *Philodendron myrmecophilum* Engl. n. sp., *Nidularium myrmecophilum* Ule n. sp., *Ficus myrmecophila* Warb. n. sp., *Marckea formicarum* Damm. n. sp., *Ectozoma Ulei* Damm. n. sp., *Codonanthe formicarum* Fritsch n. sp., zwei noch unbestimmte Gesneriaceen und ein einmal im Gebirge gefundenes merkwürdiges Polypodium, das Knollen bildet.

Sonderbarerweise scheinen einige dieser Ameisen mit solchen, die in Ameisenpflanzen leben, teils übereinzustimmen, teils nahe verwandt zu sein; es ist vielleicht deshalb anzunehmen, daß sie sich aus diesen entwickelt haben.

In wie weit die verschiedenen *Azteca*-Arten, welche die kunstvolleren Blumengärten anlegen, in ihren Kulturen voneinander abweichen, liefs sich noch nicht ermitteln; doch ist *Marckea formicarum* immer mit *Azteca traili* und das knollentragende *Polypodium* mit *A. traili* v. *filicis* gefunden worden. Eingehendere Behandlung der Ameisenpflanzen vom Amazonenstrome behalte ich mir vor in einer ausführlicheren Arbeit zu bringen.

1) Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrome von E. Ule. Vegetationsbilder von Karsten und Schenck, dritte Reihe Heft 1.

Literatur.

Joh. Reinke, Philosophie der Botanik. Natur- und kulturphilosophische Bibliothek Bd. I. Leipzig 1905. Ambrosius Barth. 201 Seiten.

Dieses kleine, leicht und anregend geschriebene Buch des als Botaniker und spekulativer Naturphilosoph bekannten Verfassers „versucht allgemeine Gedanken aus der Botanik der Gegenwart zu erörtern“ und soll zu der „Einleitung in die theoretische Biologie“ im Verhältnis gegenseitiger Ergänzung stehen.

Das erste Kapitel behandelt die „Aufgaben“: „Eine heutigentages erscheinende Philosophie der Botanik hat im wesentlichen kritische (!) Aufgaben. In erster Linie wird sie Prinzipienlehre sein; sie wird die in der Wissenschaft herrschenden Voraussetzungen und die angewendeten Erklärungsmittel, wie die hierfür verfügbaren Symbole zum Gegenstand der Untersuchung machen“ (pag. 1). — „Aufgabe der Naturwissenschaft ist die Erkenntnis der Beziehungen zwischen den Naturkörpern und den Kräften“ (pag. 2); „der Naturphilosophie ist ganz allgemein die Aufgabe gestellt, die Erfahrungen der Naturforschung durch Denken zu verknüpfen und zu erweitern“ (pag. 9). Der Verf. bekennt sich zu der Ansicht, daß der Verstand eine Anpassung und das Bewußtsein (die „bewußten Empfindungen“ und die „menschliche Geistestätigkeit“) ein Problem des Lebens sei (pag. 5 und 8), und zur „dynamischen Naturauffassung“ (pag. 7).

Die drei folgenden Kapitel behandeln die methodologischen Grundfragen der Biologie: „Tatsachen und Hypothesen“, „Kausalität und Finalität“, „die Kräfte“ (pag. 11—57). In diesen Abschnitten entscheidet sich natürlich das Verhältnis des Verf. zu den beiden Gegensätzen Vitalismus und Mechanismus. Ich möchte gleich hier hervorheben, warum ich der Kritik Reinkes bezüglich des „Mechanismus“ nicht beistimmen kann. Man muß drei Richtungen des „Mechanismus“ unterscheiden, den dogmatisch-metaphysischen, der als Postulat einer mechanischen Weltanschauung auftritt, den dogmatisch-empirischen, der aus dem Nachweise physikalisch-chemischer Vorgänge am Organismus den hypothetisch-induktiven Schluß eines durchgängig mechanischen Geschehens zieht, und endlich den methodologischen oder erkenntnistheoretischen Mechanismus, der auf Grund einer Kritik der Möglichkeit einer wissenschaftlichen, d. h. objektiv gültigen Erfahrung überhaupt einen prinzipiellen Gegensatz zum Vitalismus gewinnt.

Der dogmatisch-metaphysische Mechanismus ist ein Postulat des Materialismus und fällt mit diesem; der dogmatisch-empirische Mechanismus ist ohne Aufwand von Beweisen einfach dadurch widerlegt — d. h. als biologischer Grundsatz, nicht als heuristische Methode —, daß kein verallgemeinernder Induktionsschluß Notwendigkeit hat, also nicht anerkannt zu werden braucht.

Solche Auffassungen zu widerlegen also ist nicht schwierig, und was übrig bleibt, der „heuristische Mechanismus“, den erkennt auch Reinke an (z. B. pag. 8). Denn es ist durchaus kein Widerspruch Vitalist zu sein und den „heuristischen Mechanismus“ anzuerkennen; denn in dieser Form hat der letztere keinen anderen Wert als den einer bequemen Arbeitsmethode und durchaus nicht das Vermögen in sich, die teleologische Grundauffassung irgendwie zu tangieren, ja er wäre sogar ohnmächtig gegen die willkürlichsten Spekulationen. Wer nur den „heuri-

stischen Wert“ des Mechanismus gegen den Vitalismus hervorhebt, übersieht, daß der Mechanismus sich in dieser Form sehr wohl mit Teleologie verträgt und gar keine Waffe gegen den Vitalismus enthält.

Gegen den dogmatischen Mechanismus, mag er einen metaphysischen oder empirischen Ausgangspunkt haben, anzukämpfen, ist wie gesagt, ein nicht so großes Unternehmen, und Reinke hat allerdings in dem vorliegenden Buche nur diesen bekämpft, wobei er freilich insofern im Rechte ist, als der methodologische Mechanismus von Naturforschern nur selten gewürdigt worden ist, obwohl doch nur in dieser Form eine Bekämpfung des Vitalismus überhaupt zu einem Resultat führen kann (vgl. z. B. Lange, Geschichte des Materialismus).

Es muß immer wieder hervorgehoben werden, daß der Vitalismus bisher nicht imstande gewesen ist, sich methodologisch zu rechtfertigen. Der Hinweis auf die Unerklärbarkeit vieler Dinge ist billig; wenn er einen Wert haben soll, muß die Unerkennbarkeit aus dem Wesen des Prozesses wissenschaftlicher Erfahrung verständlich gemacht werden. Mag die Welt ihrem Wesen nach immerhin unerkennbar sein, soweit wir sie zu erkennen vermögen, soweit Erfahrung reicht, ist sie nur möglich im Sinne einer mechanischen Weltanschauung. Denn der Mechanismus, im weitesten, nicht nur biologischen Sinne, ist ein Ausdruck der Bedingungen und der Art des Denkens selbst. Mag die „Welt“ im Grunde beschaffen sein, wie sie wolle, als Gegenstand wissenschaftlicher, d. h. objektiv gültiger Erfahrung kann sie nur nach Kausalbeziehungen gedacht, erkannt werden. Jedem steht das Recht zu, sich vom Wesen der Welt, von ihren „transcendenten Prinzipien“ ein Bild zu machen wie es ihm behagt; Beweise dafür bringen zu wollen, ist ein erfolgloses Bemühen und die Wissenschaft kann durch persönliche Überzeugungen nur dann bereichert werden, wenn positive Hilfen aus ihnen entspringen, Nutzanwendungen, brauchbare Hypothesen, Voraussetzungen für ausführbare Experimente.

Man hat heute wieder eine besondere Vorliebe für die „Naturphilosophie“ gefaßt; wenn sie nichts weiter bringen sollte als neue Systeme und Spekulationen, so dürfte der krasseste Empirismus fruchtbarer sein. Bei der ungeheuren Fülle von Tatsachen, Problemen und Hypothesen, welche die Biologie heute darbietet, ist eine spekulative Naturphilosophie sehr viel entbehrlicher als eine Kritik der Probleme und ihrer Lösungen, besonders der ersteren. Denn die Wissenschaft wird durch falsche Hypothesen, die so häufig dennoch Früchte tragen, bei weitem weniger gehemmt als durch falsche Probleme. In der Art der Fragestellungen offenbart sich das kongeniale Verhältnis des Menschen zur Natur.

Daß Reinke nicht auf erkenntnistheoretischem Boden seine Philosophie der Botanik entwickelt, geht allein schon aus seiner Definition der Aufgabe der Naturwissenschaft hervor: Erkenntnis der Beziehungen zwischen den Naturkörpern und den Kräften. Wer wie Reinke „Erklärung“ als „möglichst vollständige Beschreibung“ definiert (pag. 93), müßte doch mit Avenarius, Kirchhoff, Mach, Petzold, Poincaré u. a. den Begriff der Kraft zu allererst erkenntnistheoretisch zu beseitigen suchen. Poincaré z. B. sagt in seinem Buche „Wissenschaft und Hypothese“ (Leipzig 1904): „Was die Wissenschaft erreichen kann, sind nicht die Dinge selbst, sondern es sind einzig die Beziehungen zwischen den Dingen; außerhalb dieser Beziehungen gibt es keine erkennbare Wirklichkeit“ (pag. XIII), und von der „Kraft“ auf pag. 100: „Wenn man sagt, daß die Kraft die Ursache einer Bewegung sei, so macht man Metaphysik, und diese Definition

würde, wenn man sich mit ihr begnüge, völlig unfruchtbar sein. Wenn eine Definition zu irgend etwas nützlich sein soll, muß sie uns lehren die Kraft zu messen; das genügt andererseits; es ist keineswegs nötig, daß sie uns lehrt was die Kraft an sich ist, noch ob sie die Ursache oder die Wirkung der Bewegung ist“.

Im Gegensatz dazu spielt der Kraftbegriff bei Reinke nicht nur eine wichtige, sondern eine ausschlaggebende Rolle. Kraft wird definiert als „alles Wirkende, Wirksame in der Natur; alles, was aktuell und potentiell Änderungen im Bestehenden hervorruft“ (pag. 37). Es wird dann eine Unterscheidung getroffen zwischen „energetischen“ (also meßbaren) und „nicht energetischen“ (also nicht meßbaren) Kräften. Die letzteren sind in den Organismen repräsentiert durch drei Gruppen: die „Systemkräfte“ (= „Arbeitsdominanten“, vgl. pag. 47), die „Dominanten“ und die „Seelenkräfte“ (!) (pag. 40 f.). Die Systemkräfte und Energien sind „mechanische“ Kräfte; die Dominanten (d. s. die „selbstbildenden Kräfte des Organismus“, pag. 41) und die „psychischen Kräfte“ bilden die „höhere Ordnung“ der „transmechanischen oder intelligenten Kräfte“ (pag. 56). — In diesen Definitionen und Unterscheidungen liegt das Eigentümliche der Reinke'schen Naturphilosophie. Unter „Dominanten“ versteht der Verf. in diesem Buche nur Bildungs- oder Gestaltungskräfte, doch soll ihnen nicht „Bewusstsein zugeschrieben“ werden (pag. 84). „Unter Dominanten“, heißt es pag. 52, „verstehe ich die Kräfte, die das System einer Pflanze, eines Tieres mit seinen Teilen (Organen) hervorgebracht hat. Ursachlos können diese nicht entstanden sein“, und „es scheint mir richtig, im Organismus eine dritte Gruppe von Kräften anzunehmen, die der Intelligenz des Technikers analog wirken, der eine Maschine konstruiert, und diese Kräfte nenne ich Dominanten. Das Wort Dominante ist also ein Symbol (!) für die nicht vorstellbare Ursache der spezifischen Systembedingungen in Tieren und Pflanzen.“ In dieser letzteren Formulierung der Dominanten als Symbol liegt durchaus nichts, was ein Anhänger des Mechanismus nicht anerkennen könnte; denn es wäre damit eben nur eine Summe unbekannter Größen bezeichnet, ein Problem gestellt. Aber, „wenn eine Definition zu irgend etwas nützlich sein soll, muß sie uns lehren, die Kraft zu messen!“ Doch Reinke bleibt weder seiner Definition getreu — denn er macht eine Hypothese aus ihr, indem er die Dominanten zu transmechanischen, intelligenten (wenn auch bewußtlosen!) Kräften stempelt —, noch gibt er eine Anweisung, diese „Kräfte“ zu messen, treibt also nach Poincaré Metaphysik.

Die hiermit in Zusammenhang stehenden prinzipiellen Ansichten Reinkes haben bereits Plate (Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie Bd. 1, 1904) und Kienitz-Gerloff (Biolog. Centralbl. Bd. 25, 1905) eingehend kritisiert.

Eins sei aus den ersten Kapiteln noch hervorgehoben, nämlich die Sätze, welche den Begriff der „finalen Verknüpfung“, der Finalität, illustrieren sollen. Es heißt auf pag. 27: „Das Einwandern von Stärke in die heranwachsende Kartoffelknolle ist funktional abhängig von dem Bedarf der Pflanze mit Rücksicht auf ihre Fortdauer in der nächsten Vegetationsperiode; die Bereitung und Einwirkung der Diastase ist abhängig von der Notwendigkeit (!) der Verflüssigung jener Stärke zum Gedeihen der neuen Schößlinge, wie die Bildung der Blume funktional abhängig ist von den notwendig zu erzeugenden Samenkörnern namentlich bei einjährigen Gewächsen. Hier liegen die Bedingungen des Geschehens zeitlich später als das Geschehen selbst.“ Mit anderen Worten: a wird bedingt durch das noch

gar nicht existierende b. Deutlicher kann das Wesen der Teleologie nicht ausgesprochen und klarer kann die absolute Unfaßbarkeit solcher teleologischen Postulate seitens der Erfahrungswissenschaft dem Leser nicht gekennzeichnet werden. Das sind Sätze, die weder bewiesen, noch widerlegt, aber auch nicht eingesehen, sondern nur geglaubt werden können. Und in der Tat fordert Reinke das „Recht zu glauben“ auch für die Wissenschaft.

In den folgenden Kapiteln werden biologische Fragen von allgemeiner Bedeutung behandelt (Zelle, Wesen und Gestalt der Pflanzen, Anpassung, Abstammungslehre, Herkunft des Lebens, Kap. 5—12). Aus diesen Abschnitten seien nur einige Einzelheiten von allgemeinerem Interesse herausgegriffen.

Mit Recht, wenn auch mit unzureichenden Gründen, weist Reinke die Annahme eines Bewußtseins der Pflanze zurück (Kap. 5). Eine einzige Tatsache, nämlich die „Fähigkeit des bewußten Empfindens und Vorstellens, des Denkens, Fühlens und Wollens beim Menschen reicht vollständig hin, den Vitalismus im Prinzip zu begründen“ (pag. 81). Das ist allerdings nicht zu bezweifeln, und der nicht erkenntnistheoretische Mechanismus wird diesen Einwand auch nie beseitigen können, weil erst die erkenntnistheoretische Untersuchung lehren kann, daß das „Bewußtsein“ oder die „Seele“ oder dergl. überhaupt kein Problem der Naturwissenschaft, der Biologie ist. Empfindung, Vorstellung, Denken usw., „sind die mechanisch zu erklären? Ist auch nur die Möglichkeit einer mechanischen bzw. energetischen Erklärung derselben einwurfsfrei zu begründen?“ fragt Reinke. Nicht im geringsten, nicht nur nicht einwurfsfrei, sondern überhaupt nicht; es wäre ein völlig unsinniges Unternehmen, ja es wäre eine Bemühung um ein Ding, das gar nicht einmal existiert.

„Dennoch werden wir“, sagt Reinke auf pag. 83, „das Vorhandensein psychischer Eigenschaften, also einer Seele, bei höheren Tieren nicht in Abrede stellen können. — Ich gebe freilich zu, daß es schwer, wenn nicht unmöglich ist, die Grenze zu bestimmen, wo die psychischen Kräfte aufhören in der Stufenleiter des Tierreichs.“ Also ist die Entstehung des Bewußtseins innerhalb der Tierreiche für Reinke ein Problem; und wer ein solches Problem für möglich hält, hat keine Gründe, die Pflanzenseele Fechners abzustreiten. Denn das ist nur auf methodologischer Basis möglich, und wer das Problem der Entstehung des Bewußtseins als solches anerkennt, beweist damit, daß er eine erkenntnistheoretische Prüfung der Problemstellung nicht für nötig hält. Folglich hat Reinke nur den dogmatischen Mechanismus bekämpft, der längst besiegt war. „Da wir in der Pflanze kein Bewußtsein nachweisen können“, beginnt ein Satz auf pag. 86, an den wir wohl die Frage knüpfen dürfen, mit Hilfe welcher Mittel es denn gelingt, etwas derartiges an Tieren oder Mitmenschen „nachzuweisen“?

Auf pag. 88 heißt es, „daß eine Zurückführung (der Dominanten) auf andere Kräfte in ferner Zukunft nicht auszuschließen ist. Solche Kräfte könnten wohl nur Systembedingungen sein. Aber heute vermögen wir in keiner Weise abzusehen, wie Systembedingungen lediglich durch andere Systembedingungen sollten hervorgebracht werden können“. Also wäre der Mechanismus theoretisch doch möglich? (Vgl. auch pag. 101.) Auf pag. 39 heißt es: „ist ein Abhängigkeitsverhältnis ein konstantes, so nennen wir es Gesetz“, auf pag. 98, daß jede Art in ihrem spezifischen (Gestaltungs-) Kreislaufe ein „Naturgesetz“ repräsentiere, welches aber Ausnahmen zulasse. Was ist nun diese „Sondergesetzlichkeit“ (pag. 51) der Organismen, die „nicht unverbrüchlich konstant“ ist (pag. 98)? Der Mechanismus

zweifelhaft falsch; denn auch die Lehre des Kopernikus und Kepler stützt sich nur auf Induktionsschlüsse, nämlich aus der Beobachtung der Planeten- und Sonnenbewegungen, und bekanntlich gelten die mathematischen Formulierungen nur unter der Voraussetzung, daß die Sonne der ruhende Mittelpunkt des Systems sei. Die Lehre rechtfertigt sich dadurch, daß wir nur mit ihrer Hilfe die planetarischen Bewegungen gemäß den Prinzipien der Mechanik zu begreifen vermögen. Genau ebenso ist der Descendenzsatz eine Induktion aus den morphologischen Tatsachen, die wir nur dann wissenschaftlich zu begreifen vermögen, wenn wir einen historischen Zusammenhang der Arten, eine Entwicklung derselben auseinander annehmen. Ob wir das Wie, die einzelnen Wege desselben wieder zu erkennen vermögen, ist im Hinblick darauf ganz gleichgültig. Der Descendenzsatz ist eine notwendige Konsequenz aus den Tatsachen der vergleichenden Morphologie und ein Postulat der logischen Naturauffassung, welches empirisch bestätigt wird durch die Palaeontologie, Embryologie und Geologie. — Wer die Syllogismen vermeiden und die Wissenschaft nur auf Tatsachen stellen will, kann auch die kopernikanische Lehre nicht anerkennen und schließlic auch keine Tatsache, denn alle sog. anerkannten Tatsachen, d. h. alle objektiv gültigen Erfahrungssätze, sind bereits Synthesen von komplizierter Struktur.

Reinke bespricht sehr ausführlic die palaeontologische Grundlage der Abstammungslehre; aber gerade sie ist diejenige, die methodologisch die geringste Beweiskraft hat, da sie nur bestätigen kann. Denn dadurch, daß eine Gruppe etwa in der Kreide zum ersten Male „auftritt“, ist nicht im mindesten bewiesen, daß sie jünger sei als eine andere, die aus tieferen Schichten bekannt geworden ist.

Was Reinke von der Descendenztheorie sagt: „Sobald wir aus dem erfahrungsmäßig gegebenen Material induktiv Schlüsse ziehen auf Beziehungen und Zusammenhänge, die der Beobachtung entrückt sind, so können diese im besten Falle zu Wahrscheinlichkeiten, in vielen Fällen nur zu Möglichkeiten führen“, deshalb sei die Abstammungslehre nur ein „Fürwahrhalten“, ein „Glaube“ (pag. 161), ganz dasselbe gilt für die Naturwissenschaft überhaupt, da alle ihre allgemeinen Sätze, einschließlic der „Naturgesetze“, auf Induktion beruhen. Folglich wären die Naturgesetze nur Glaubensartikel; denn sie haben ja keine logische Notwendigkeit. Will man aber diese Folgerung nicht anerkennen, so muß man auch die (von Reinke nur für die Descendenztheorie bestimmte) Voraussetzung aufgeben.

Die kritischen Fragen, welche Reinke auf pag. 164 ff. an die Abstammungslehre stellt, beziehen sich alle nur auf das Wie der Descendenz im Einzelnen und haben mit der Sicherheit des Descendenzsatzes selbst nichts zu tun. Wenn diese davon abhängig wäre, wäre auch die Anerkennung der Lehre des Kopernikus durch die Lösung des „Problems“ der Gravitation bedingt.

Am Schlusse des Kapitels 11 wird die Abstammungslehre als „intuitive Erkenntnis — als Axiom“ bezeichnet. Da hier „Axiom“ im erkenntnistheoretischen Sinne genommen ist (denn eine „intuitive Erkenntnis“ bedarf doch keiner Beweise und kann durch Erfahrung nicht widerlegt werden), so wäre die Descendenz also sogar eine unmittelbare Wahrheit!

Das letzte (12.) Kapitel behandelt die Urzeugung und kommt zu dem Schlusse, daß für die Lösung dieses Problems ein Schöpfungsakt (Eingreifen der „kosmischen Intelligenz“) erforderlich sei. Der Beweis wird durch folgende *petitio principii* erbracht: Wir nehmen an, die Organismen seien aus den „leblosen Stoffen der Erdrinde, etwa aus „feuchtem Lehm“ (pag. 185) (oder auch aus Meerwasser,

Wirksamkeit eines Prinzips der direkten Konvergenz, das von der Raumbegrenzung und der Zeitdauer abhängt, als psychisches Prinzip von uns begriffen wird und sich psychophysisch ausprägt.“ — Wie der Autor sich die Wirksamkeit dieses psychischen Prinzips der direkten Konvergenz in der Pflanzenwelt vorstellt, in der doch die artenreichen einheitlichen Formenkreise, wie die Moose, die Gräser, die Umbelliferen, Labiaten, Kompositen und andere wohl kaum durch Homologie und Analogie allein erklärt werden sollen, dafür erscheint mir der Hinweis auf Neuberts Arbeit über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium* ein gar zu dürftiger Anhalt. Und wenn einmal die Wandelbarkeit der Art unter dem Einfluß der äußeren Umstände als Grundlage für die Wirksamkeit des Prinzips der Analogie angenommen wird, müßten dann nicht die ursprünglich einheitlichen Arten, wenn ein Teil der Individuen anderen äußeren Bedingungen unterliegt als der andere, im Laufe der weiteren Entwicklung in Gruppen von unter sich differenten, aber stammverwandten Arten gespalten werden? Und wenn diese Möglichkeit gegeben ist, liegt es dann nicht näher die einheitlichen Artgruppen durch gemeinsame Abstammung zu erklären, als durch konvergierende Umwandlung aus grundverschiedenen Anfängen? Giesenhausen.

Untersuchungen über die natürlichen und künstlichen Verbreitungsgebiete einiger forstlich und pflanzengeographisch wichtigen Holzarten in Nord- und Mitteldeutschland. I. Die Horizontalverbreitung der Kiefer (*Pinus silvestris* L.). Mit einer Karte und mehreren Tabellen. Von Dr. Alfred Dengler, Kgl. Forstassessor. Neudamm 1904. Verlag von J. Neumann.

Der Verf. verarbeitet das amtliche Erhebungsmaterial der nord- und mitteldeutschen forstlichen Versuchsanstalten sowie eigene statistische und forstgeschichtliche Studien zu einer eingehenden Untersuchung der natürlichen und künstlichen Verbreitung der Kiefer in Nord- und Mitteldeutschland. Darnach verläuft die Westgrenze ihres natürlichen Vorkommens von Wismar in südlicher Richtung zur Elbe, folgt dann dem Laufe der Elbe und der Saale bis Rudolstadt, biegt dann nach W. aus, um den hohen Thüringer Wald auf seinen nördlichen und südlichen Vorbergen halb zu umfassen. Westlich hievon ist sie nur sporadisch in einigen vorgeschobenen insularen Verbreitungsgebieten einheimisch und zwar nur auf geringeren, meist sandigen Böden. Ihr jetziges natürliches Verbreitungsgebiet erklärt der Verf. damit, daß sie von der Buche und Eiche auf die sandigen und die kühleren Standorte zurückgedrängt wurde. Ihre klimatische Grenze findet die Kiefer, abgesehen von Hochlagen und der nordwestdeutschen Küstenregion, im Erhebungsgebiete nirgends.

Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Band II Heft 2, Die Uredineen der Schweiz. Von E. Fischer, Bern. Druck und Verlag von K. J. Wyss. 1904.

Das umfangreiche, mit zahlreichen Abbildungen versehene Werk ist wohl die am eingehendsten durchgearbeitete Uredineen-Flora, welche es überhaupt gibt. Es ist diese Uredineen-Flora der Schweiz für die Kenntnis dieser Pilze überhaupt von um so größerer Bedeutung, als der Verf., welcher seit lange auf diesem Gebiete tätig ist, nicht nur alle in der Literatur vorliegende Angaben zusammengefaßt, sondern auch zahlreiche eigene Beobachtungen mitgeteilt hat. Es wird

Vegetationsbilder, herausgegeben von G. Karsten und H. Schenck.
Zweite Reihe, Heft 1—7, Tafel 1—6. Jena, Verlag von Gustav Fischer. 1904.

Das erste Heft, welches die zweite Reihe der verdienstvollen „Vegetationsbilder“ eröffnet, bringt von Ule auf seinen ausgedehnten Reisen im Amazonas-Gebiete aufgenommene Abbildungen der Epiphyten-Vegetation. Die erste Tafel zeigt *Nidularium eleutheropetalum* und *Hillia Ulei*, die zweite (nicht gerade sehr gelungene) *Clusia* auf einer *Myrtacee*; Tafel 3 und 4 geben schöne Bilder von *Platynerium andinum*, Tafel 5 zeigt *Cereus megalanthus* auf einem *Ficus* (der *Cereus* ist von Interesse als Übergang von Kletterpflanzen zu echten Epiphyten). Die sechste Tafel erläutert die Ameisenepiphyten (*Streptocalyx angustifolius*, *Anthurium scolopendrium* etc.), auf welche Ule zuerst eingehend hingewiesen hat.

Das zweite Heft ist der Mangrove-Vegetation gewidmet und rührt in Abbildungen und Text von G. Karsten her, dem wir ja eingehende Untersuchungen über diese interessante Pflanzengenossenschaft verdanken.

Im dritten und vierten Hefte schildert E. Stahl die mexikanischen Nadelhölzer und Xerophyten; es werden hier im Texte nicht nur eine Anzahl interessanter Beobachtungen, sondern auch allgemeine Erörterungen mitgeteilt. So ist Stahl der Ansicht, daß die Oberflächenvergrößerung der wüstenbewohnenden Kakteen die Gefahr der Versengung verringere, weil dadurch die Ausstrahlung begünstigt werde und die Bestrahlung durch die Sonne eine geringere Erwärmung zur Folge habe, als dies der Fall sein würde, wenn die reine Kugel- oder Cylindergestalt beibehalten wäre.

In Heft 5—7 gibt L. Klein eine Reihe schöner und lehrreicher Charakterbilder mitteleuropäischer Waldbäume, auf die um so mehr hingewiesen sei, als in der populären Literatur immer noch eine Anzahl alter gezeichneter „Charakterbilder“ unserer Waldbäume von Buch zu Buch weiter kopiert werden, die zwar ganz hübsch aussehen, aber nichts weniger als charakteristisch sind. Die Klein'sche Serie ist auch als Sonderausgabe erschienen.

Diatomeen der Rhein-Maalebene von Dr. Leopold Dippel. Mit 372 farbigen Abbildungen. Braunschweig, Druck und Verlag von Friedr. Vieweg & Sohn. 1905.

Das im Titel bezeichnete Gebiet weist eine reichhaltige Diatomeenflora auf, die bisher noch nicht eingehend bearbeitet worden ist. Da die größere Anzahl der mitteleuropäischen Süßwasserdiatomeen hier vertreten sind, so ist das mit zahlreichen vortrefflichen Abbildungen ausgestattete Buch zugleich als zusammenfassende Bearbeitung der mitteleuropäischen Diatomeen überhaupt sehr nützlich und stellt ein vortreffliches Hilfsmittel für die Bestimmung dieser Organismen dar, das an Stelle der jetzt schon weit zurückliegenden Rabenhorst'schen Werke treten kann.

K. G.

An die Abonnenten!

Da es unmöglich gewesen ist, die Fülle der einlaufenden Arbeiten in dem 94. Band der Flora zum Abdruck zu bringen, so ist ein

Ergänzungsband

zum Jahrgang 1905

nötig geworden. Dieser wird als Band 95 im Laufe des Sommers und Herbstes 1905 erscheinen. Der Preis wird ca. Mk. 16.— betragen. Genau läßt er sich nicht vorher angeben.

Wir bitten Ihre Bestellungen auf den Ergänzungsband (der Reihe nach Band 95) alsbald Ihrer Buchhandlung zukommen zu lassen.

Marburg i. H., im Mai 1905.

Die Verlagsbuchhandlung.

1994



Fig 2



Fig. 3.

Fig 4



Fig 5



2246



1707



Fig 4

Figure 1

